

СРАВНЕНИЕ ДВУХ МЕТОДОВ АНАЛИЗА РАЗНООБРАЗИЯ ПЕРЕДНЕГО ОТДЕЛА m1 СЕРЫХ ПОЛЕВОК (RODENTIA, ARVICOLINI) НА МОДЕЛЬНОЙ ВЫБОРКЕ: ЧАСТОТНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОТИПОВ И ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ

© 2024 г. И. Я. Павлинов*

Научно-исследовательский зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

*e-mail: igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

Поступила в редакцию 16.01.2024 г.

После доработки 13.02.2024 г.

Принята к публикации 29.02.2024 г.

Проведен анализ разнообразия строения переднего отдела m1 серых полевок на модельной выборке, включающей 5 групп с разным частотным распределением пяти морфотипов. Использованы два основных подхода: а) традиционный анализ частотного распределения дискретных морфотипов и б) геометрическая морфометрия, основанная на строго количественном описании строения переднего отдела. Показано, что оба подхода дают весьма сходные результаты, при этом геометрическая морфометрия имеет ряд важных преимуществ. Этот подход рекомендуется как основной вместо традиционного.

Ключевые слова: полевки, коренные зубы, геометрическая морфометрия, частотный анализ, метод тонких пластин, прокрустово наложение

DOI: 10.31857/S0044513424050117, **EDN:** URCTNA

В изучении систематики, эволюции, палеонтологии и популяционной морфологии подсемейства полеvoчых (Arvicolinae) традиционно большое значение имеет конфигурация переднего отдела 1-го нижнего коренного (m1). Публикаций по этой теме огромное количество, поэтому я позволю себе не загромождать статью длинным списком ссылок: специалисты и так их хорошо знают.

Конфигурация указанного элемента стандартно определяется как форма контура жевательной поверхности зуба, зависящая от числа и соотношения выступающих и входящих углов. До самого недавнего времени единственным средством описания этой конфигурации служил “полукачественный” подход, суть которого состоит в следующем: сначала выделяются “квазидискретные” морфотипы, т.е. варианты строения, соответствующие специфическому сочетанию выступающих и входящих углов; затем выборки (популяции, таксоны и т. п.) сравниваются по частотам морфотипов подходящими количественными методами. Очевидно, что на первом этапе происходит огрубление фактически непрерывной изменчивости строения переднего отдела m1, и это огрубление “наследуется” результатами количественных сравнений (сколько бы точными они ни были), тем самым давая в той или

иной степени смещенную оценку структуры исследуемого морфологического (популяционного, таксономического и т.п.) разнообразия.

В последние несколько десятилетий разрабатывается метод строго количественного сравнения морфологических объектов по их форме — геометрическая морфометрия (ГМ) (Павлинов, Микешина, 2002; Zetldich et al., 2004; Васильев и др., 2018). В его основе лежит специфический метод описания формы объекта совокупностью меток (landmarks), расставляемых согласно определенным правилам на его поверхности. В частности, в случае переднего отдела m1 полевок его форма описывается совокупностью меток, расставляемых вдоль его контура (Павлинов, 1999; Voyta et al., 2013; Войта и др., 2019; Pavlinov, 2022; Поздняков, Павлинов, 2023). Объекты специфическим образом сравниваются по некоторым количественным характеристикам меток — так называемым переменным формы, результаты сравнения затем обрабатываются стандартными методами многомерной статистики.

В настоящее время публикуются статьи, в которых проводятся межпопуляционные сравнения полевок по форме жевательной поверхности коренных, обработанных средствами ГМ. Но в них чаще всего рассматривается общая конфигурация

жевательной поверхности, описываемой небольшим количеством меток на вершинах выступающих и входящих углов (напр., McGuire, 2011; Cucchi et al., 2014; Souto-Lima, Millien, 2014; Navarro et al., 2018; Васильев и др., 2020). Поэтому остается открытым вопрос о том, насколько ГМ адекватно описывает разнообразие формы отдельных элементов зубной коронки полевок, которые характеризуются специфической и достаточно сложной конфигурацией эмалевой обкладки – прежде всего переднего отдела m1 и заднего отдела M3. Недавно была опубликована статья, в которой показано, что эти два подхода, примененные к разнообразию переднего отдела m1 у полевок, дают в чем-то сходные, а в чем-то различные результаты, причем методика ГМ позволяет получать количественные оценки сходства/различия, недоступные для традиционного подхода (Поздняков, Павлинов, 2023).

Среди российских специалистов по полевым ГМ не очень популярен; по-видимому, сказывается консерватизм в предпочтении традиционного подхода к описанию вариаций их зубной коронки. В связи с этим весьма важным оказывается вопрос о том, насколько совместимы результаты применения традиционных и ГМ методов. В данной статье на небольшой модельной выборке показаны возможности применения ГМ к разнообразию вариантов строения переднего отдела m1 у полевок и проведено сравнение его результатов с таковыми, получаемыми традиционным методом частотного анализа морфотипов. Основная задача – дать

принципиальную оценку пригодности ГМ как рабочего инструмента для проведения такого рода исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходную фактологическую основу исследования составили изображения пяти морфотипов переднего отдела m1 серых полевок рода *Alexandromys*, заимствованные (вместе с обозначениями) из статьи (Поздняков, Павлинов, 2023) (рис. 1). Каждый морфотип рассматривался как отдельный “экземпляр”. Из этих “экземпляров” было составлено пять искусственных групп одинакового объема (по 15 “экземпляров”) с идентичным набором морфотипов, группы различаются только соотношением их частот (табл. 1). Для этого в каждой выборке разные морфотипы дублировались необходимое количество раз, чтобы получить требуемое частотное распределение. В группе А морфотипы распределены с одинаковой частотой, в паре групп (В, С) заданы отрицательное и положительное асимметричные унимодальные распределения, в группе D задано унимодальное нормальное распределение, в группе Е – строго бимодальное распределение.

В сравнении со стандартными поисковыми исследованиями, которые основаны на полной симуляции исходных данных и поэтому имеют специфические ограничения (Lotterhos et al., 2022), наш “полуискусственный” подход в формировании модельной выборки отличает следующие достоинства. С одной стороны, использование реальных морфотипов, а не неких искусственно сконструированных “организмов” (вроде “кэминалькулей”, см. Sokal, 1983) делает весь анализ биологически вполне осмысленным. С другой стороны, составление групп с характерными частотными распределениями морфотипов позволяет четко интерпретировать итоговые количественные оценки структуры исследуемого разнообразия.

В рамках традиционного подхода группы количественно сравнивались по частотам морфотипов с помощью коэффициента Кавалли-Сфорца – Эдвардса R (Животовский, 1991).

Для решения задач ГМ контур жевательной поверхности переднего отдела m1 описывался совокупностью 200 полуметок (semilandmarks), расставляемых эквидистантно в программе tpsDig2 (Rohlf, 2017); каждая полуметка характеризуется парой x , y у координат (исходная “переменная формы”). Для анализа разнообразия вариантов формы переднего отдела, характеризующегося этими переменными, использовались следующие основные методы.

Анализ x , y координат методом тонких пластин (thin plate spline) проводился в программе tpsRelw (Rohlf, 2019). На совокупности всех пяти групп вычислялись относительные деформации (relative warps, производные “переменные формы”,

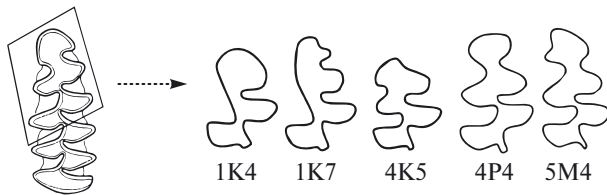


Рис. 1. Морфотипы переднего отдела (антероконида) m1 полевок, включенные в анализ модельной выборки.

Таблица 1. Основные характеристики модельной выборки

Группы	Морфотипы					Всего
	1K4	1K7	4K5	4P4	5M4	
А	3	3	3	3	3	15
В	5	4	3	2	1	15
С	1	2	3	4	5	15
Д	1	2	6	4	2	15
Е	4	2	1	3	5	15

Примечания. Обозначения морфотипов см. на рис. 1. Цифры указывают количество “экземпляров”.

аналогичны главным компонентам), для каждой группы вычислялась консенсусная конфигурация переднего отдела. Затем по значениям относительных деформаций проводились стандартные статистические анализы различий между группами в программе STATISTICA (StatSoft, 2014). С помощью одномерного дисперсионного анализа (ANOVA) определялась доля объясненной дисперсии при попарном сравнении групп, с помощью дискриминантного анализа вычислялась дистанция Махаланобиса DM между группами (фактически между их центроидами).

Анализ x , y координат методом прокрустовых наложений (Procrustes superimposition) проводился в программе PAST (Hammer et al., 2001). На основе его результатов вычислялись прокрустовы дистанции DP (аналогичны евклидовым дистанциям) в трех вариантах: а) между самими морфотипами, б) между консенсусными конфигурациями групп и в) между “экземплярами” в каждой группе.

Матрицы дистанций R , DM и DP численно сравнивались с помощью корреляционного анализа в программе ZT (Bonnet, Van de Peer, 2002).

Количественная оценка разнообразия морфотипов в каждой группе проводилась двумя методами. В рамках традиционного подхода на основе частотных распределений морфотипов вычислялась энтропия $H(X)$ по стандартной формуле Шеннона (Пузаченко, 2003), вычисления проводились в онлайн-сервисе PLANETCALC (<https://planetcalc.ru/2476/>). В рамках ГМ вычислялась усредненная прокрустова дистанция DP^* между “экземплярами” группы, она рассматривалась как количественная мера разнообразия внутри группы (Pavlinov, 2011).

Визуализация структуры разнообразия вариантов строения переднего отдела проводилась с помощью методов ординации. Результаты анализа частотного распределения (матрица дистанций R) и прокрустового анализа (матрица дистанций DP) представлялись в пространстве осей многомерного шкалирования. Результаты дискриминантного анализа значений относительных деформаций (матрица дистанций DM) представлялись в пространстве канонических переменных. Эти два варианта пространств конструировались в программах PAST и STATISTICA, соответственно.

Во всех сравнениях рассматривались только количественные показатели без оценки их статистической значимости (обоснование такого подхода дано в: Shrader-Frechette, 2008; Wasserstein et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций (рис. 2) показывает, какие тенденции преобладают в разнообразии их формы. Вдоль первой деформации (RW1,

67% объясненной дисперсии) происходит общее упрощение/усложнение конфигурации переднего отдела $m1$, вдоль второй деформации (RW2, 16% объясненной дисперсии) – его продольное растяжение/сжатие. Прокрустовы дистанции между морфотипами (табл. 2) показывают, что наиболее сходны между собой 5M4 и 4P4, они же наиболее специфичны по отношению к прочим морфотипам: DP составляют 0.122 и 0.324–0.422 соответственно.

Дисперсионный анализ различий между группами по относительным деформациям показывает, что доля объясненной дисперсии составляет от 1.1 до 13.7% (табл. 3). Для всей совокупности групп этот показатель составляет 7.3%. Из попарных сравнений наименьшие различия отмечены между группой А и группами D, Е (1.1–1.6%), наибольшие – между группами В и С (13.7%). Две последние группы в среднем наиболее специфичны относительно других групп (6.5%).

Количественная оценка сходственных отношений с помощью трех разных коэффициентов дает следующие результаты (табл. 4). В каждом из

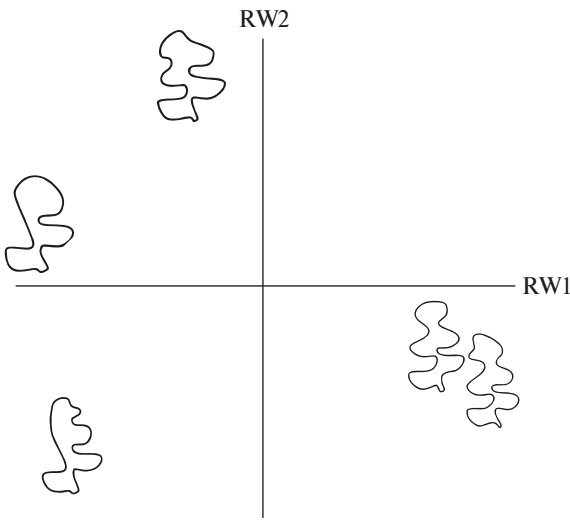


Рис. 2. Распределения морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2).

Таблица 2. Прокрустовы дистанции (DP) между морфотипами

Морфотипы	1K4	1K7	4K5	4P4
1K7	0.244			
4K5	0.276	0.280		
4P4	0.403	0.385	0.324	
5M4	0.422	0.389	0.336	0.122

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа различий между группами и двух способов оценки разнообразия в пределах групп

Группы	Доля объясненной дисперсии, %					Разнообразие	
	A	B	C	D	Средняя	$H(X)$	DP^*
A					2.4	2.32	0.27
B	3.5				6.5	2.15	0.25
C	3.5	13.7			6.5	2.15	0.25
D	1.6	5.7	5.7		5.0	2.07	0.24
E	1.1	3.3	3.3	7.1	3.7	2.15	0.27

Примечания. $H(X)$ – энтропия по Шеннону, DP^* – усредненная прокрустова дистанция.

Таблица 4. Дистанции (R , DP , DM) между группами

Группы	A	B	C	D	E
A		0.21	0.21	0.27	0.21
B	0.08 0.23		0.42	0.43	0.36
C	0.08 0.23	0.16 0.93		0.28	0.25
D	0.05 0.36	0.11 0.81	0.07 0.38		0.44
E	0.04 0.22	0.11 0.57	0.06 0.33	0.07 0.97	

Примечания. Над диагональю – R ; под диагональю: верхняя строчка – DP , нижняя строчка – DM .

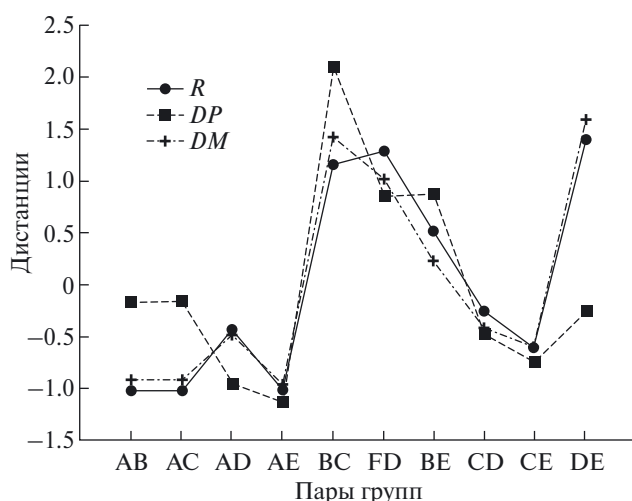


Рис. 3. Распределения стандартизованных значений трех дистанций (R , DP , DM) между группами (A–E). Обозначения дистанций см. в тексте.

сравнений группа А, в которой морфотипы распределены с одинаковой частотой, оказывается минимально отличной и при этом равно удаленной от прочих групп. В парах (В, С) и (D, E), в которых частотные распределения морфотипов противоположны (правая и левая скошенность в первой паре, бимодальность и унимодальность во второй), составляющие их группы наиболее отличны друг от друга. Распределение стандартизованных значений всех трех дистанций очень сходно (рис. 3), причем R и DM распределены практически идентично, распределение DP более специфично (за счет иной оценки отношений группы А с прочими): корреляция первых двух дистанций 0.98, корреляция третьей с ними 0.68.

Распределения групп в морфопространствах, заданных тремя указанными дистанциями, выглядят следующим образом (рис. 4). Во всех случаях группа А ожидаемо занимает центральное положение, остальные группы распределены по периферии морфопространств. В парах (В, С) и (D, E) соответствующие группы столь же ожидаемо занимают противоположные позиции относительно А.

Два метода оценки разнообразия групп – энтропии и усредненной прокрустовой дистанции – дают сходные результаты: корреляция распределений соответствующих показателей составляет 0.78. В обоих случаях наибольшее разнообразие показано для группы А (равновероятные события), наименьшее – для группы D (распределение вероятностей соответствует нормальному).

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На модельной выборке показано, что структура сходственных отношений между группами, различающимися частотой морфотипов переднего отдела m1, выявляется однотипно двумя сравниваемыми подходами – традиционным методом анализа частот “квазидискретных” морфотипов и на основе строго количественного описания последних средствами ГМ. При этом результаты прямого сравнения частот и дисперсионного анализа относительно деформаций практически идентичны, тогда как результаты применения прокрустовых дистанций более специфичны. Это лишний раз показывает, что методы тонких пластин и прокрустова наложения вскрывают несколько разные аспекты структуры морфологического разнообразия (Поздняков, Павлинов, 2023). Во всех случаях структура морфопространств имеет четкую биологическую интерпретацию, однозначно отражая специфические особенности групп по частотам морфотипов.

Количественной мерой разнообразия формы некоторого элемента зубной коронки (в нашем случае переднего отдела m1) в выборке (популяции и т.п.) может служить усредненная прокрустова дистанция различий между экземплярами.

Этот показатель, по-видимому, не требует дополнительной стандартизации, т.к. вычисляется после приведения сравниваемых форм к единичному стандарту. Для некоторых сравнительных исследований может иметь значение то, что при таком подходе внутри- и междувыборочные различия (как и в дисперсионном анализе) выражаются в одних и тех же единицах. В частности, в настоящей работе показано, что в значениях DP различия внутри групп равны 0.24–0.27, различия между группами 0.05–0.16.

Основные достоинства ГМ в сравнении с традиционным методом включают: а) количественное описание формы зубной коронки и ее отдельных элементов (в нашем случае переднего отдела $m1$) без огрубления до морфотипов и б) количественный анализ структуры разнообразия этой формы, включая оценку сходственных отношений между самими морфотипами и между выборками по совокупности морфотипов, а также оценку их разнообразия (индивидуальной изменчивости) в пределах выборок. Важно иметь в виду, что многие компьютерные программы для ГМ-анализа достаточно легки в обращении и находятся в открытом доступе. На этом основании можно заключить, что методы ГМ могут быть рекомендованы в качестве основных для изучения внутри- и межпопуляционного разнообразия полевков по конфигурации жевательной поверхности коренных зубов. Разумеется, это не означает, что традиционный частотный метод должен быть исключен — для него наверняка найдутся специфические задачи.

Для выявления межпопуляционных различий на основе ГМ оптимальным можно считать совместное использование двух базовых методов: тонких пластин и прокрустового наложения, которые выявляют несколько разные аспекты заполнения морфопространства. Анализ относительных деформаций дополняется дискриминантным и дисперсионным анализами, анализ прокрустовых дистанций дополняется многомерным шкалированием и кластерным анализом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен А.Г. Васильеву, А.А. Лисовскому и А.А. Позднякову за комментарии на предварительную версию текста статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Научно-исследовательского зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова в рамках выполнения Государственной темы 121032300105-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

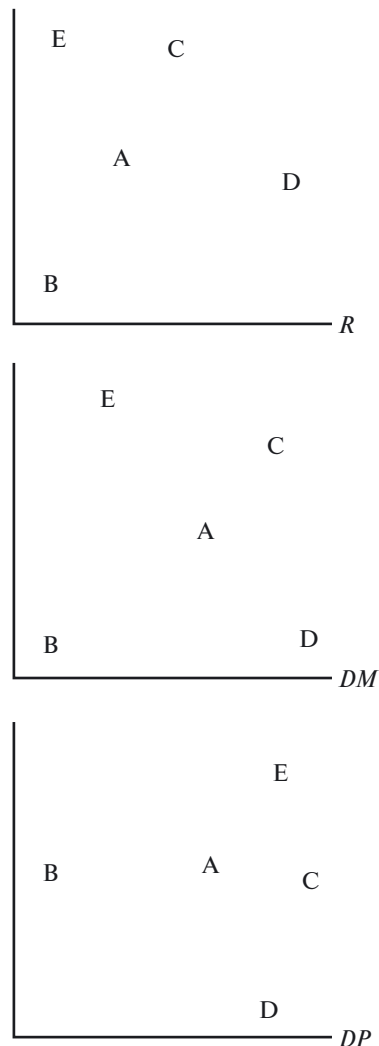


Рис. 4. Распределения групп А–Е в морфопространствах, полученных на основе дистанций R , DM , DP . Интерпретацию осей морфопространств см. в тексте.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующие критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., 2020. Внутри- и межпопуляционная одонтологическая изменчивость красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus*) и принцип компенсации Ю.И. Чернова // Экология. № 1. С. 5–15.

- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Войта Л.Л., Голенищев Ф.Н., Тиунов М.П., 2019. Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 323. № 3. С. 313–346.
- Животовский Л.А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 270 с.
- Павлинов И.Я., 1999. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоологический журнал. Т. 78. № 1. С. 78–83.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Поздняков А.А., Павлинов И.Я., 2023. Разнообразие вариантов строения антероноида m1 полевок родов *Stenocranius* и *Alexandromys* (Arvicolini, Rodentia): качественный и количественный подходы // Зоологический журнал. Т. 102. Вып. 7. С. 815–825.
- Пузаченко А.Ю., 2003. Энтропия как мера морфологического разнообразия // Териологические исследования. Т. 3. СПб.: ЗИН РАН. С. 60–81.
- Bonnet E., Van de Peer Y., 2002. ZT: a software tool for simple and partial Mantel tests // J. Statistical Software. V. 7. Iss. 10. P. 1–12.
- Cucchi T., Barnett R., Martínková N. et al., 2014. The changing pace of insular life: 5000 years of microevolution in the Orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*) // Evolution. V. 68. № 10. P. 2804–2820.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.D., 2001. PAST. PAleontological STatistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electron. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Lotterhos K.E., Fitzpatrick M.C., Blackmon H., 2022. Simulation tests of methods in evolution, ecology, and systematics: pitfalls, progress, and principles // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 53. P. 113–136.
- Mcguire J.L., 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions // J. Mammal. V. 92. № 6. P. 1383–1394.
- Navarro N., Montuire S., Laffont R. et al., 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes // Quaternary. V. 1. Iss. 3. <https://doi.org/10.3390/quat1030020>
- Pavlinov I. Ya., 2011. Morphological disparity: An attempt to widen and to formalize the concept // I. Ya. Pavlinov (ed.). Research In Biodiversity: Models And Applications. Rijeca: InTech – Open Access Publ. P. 341–364.
- Pavlinov I. Ya., 2022. Variation and covariation of the molar crown elements in the genus *Ondatra* (Rodentia, Arvicolinae) // Russian J. Theriol. V. 21. № 2. P. 139–145.
- Rohlf F.J., 2017. tpsDig2, ver. 2.31. New York: State University at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J., 2019. TPSrelw32: relative warps, version 1.7. New York: State University at Stony Brook. (program).
- Sokal R.R., 1983. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. I. The data base // Syst. Zool. V. 32. № 2. P. 159–184.
- Souto-Lima R.B., Millien V., 2014. The influence of environmental factors on the morphology of red-backed voles *Myodes gapperi* (Rodentia: Arvicolinae) in Québec and western Labrador // Biol. J. Linn. Soc. V. 112. № 1. P. 204–218.
- Shrader-Frechette K., 2008. Statistical significance in biology: Neither necessary nor sufficient for hypothesis acceptance // Biol. Theory. V. 3. № 1. P. 12–16.
- StatSoft Inc., 2014. STATISTICA (Data Analysis Software System), version 12. (program).
- Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M.P., 2013. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics // Russian J. Theriol. V. 12. № 1. P. 19–32.
- Wasserstein R.L., Schirm A.L., Lazar N.A., 2019. Moving to a world beyond “ $p < 0.05$ ” // Amer. Statist. V. 73. Supl. 1. P. 1–19.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W., 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Academic Press. 443 p.

**COMPARING TWO METHODS OF DISPARITY ANALYSIS
OF THE ANTERIOR PORTION OF m1 IN THE GRAY VOLES
(RODENTIA, ARVICOLINI) IN A MODEL SAMPLE:
FREQUENCY ANALYSIS OF MORPHOTYPES
AND GEOMETRIC MORPHOMETRICS**

I. Ya. Pavlinov*

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

**e-mail: igor_pavlinov@zmmu.msu.ru*

An analysis of disparity of the anterior portion of m1 shape in the gray voles in an artificial sample consisting of 5 groups with different frequency distributions of 5 morphotypes was carried out. Two main approaches were applied: (a) traditional analysis of frequency distribution of discrete morphotypes and (b) geometric morphometrics (GM) based on a strictly quantitative description of the shape of anterior portion of m1. The groups were compared quantitatively: Cavalli-Sforz–Edwards' coefficient was applied in the first case, while the thin plate spline and Procrustes analyses in the second; their results were analyzed using a number of standard statistical methods (dispersion analysis, discriminant analysis, multidimensional scaling). Disparity within the groups was assessed using Shannon entropy index and averaged Procrustes distance. Traditional and GM approaches were shown to provide very similar results, with GM having a number of important advantages by being strictly quantitative. The second approach is recommended as the basic to replace the traditional one for explorations in disparity of tooth crown shape in the voles.

Keywords: Voles, molars, geometric morphometrics, frequency analysis, thin plate spline analysis, Procrustes superimposition