

Структура
морфологического разнообразия
и некоторые подходы
к её изучению

Павлинов Игорь Яковлевич

Зоологический музей МГУ



Некоторые теоретические положения

Биологическое разнообразие

- 👉 **Биологическое разнообразие (БР)** – фундаментальное свойство живого. Оно является одним из следствий развития биоты как открытой неравновесной системы
- 👉 БР **структурировано**. Структурированность БР проявляется в существовании **форм разнообразия** – филогенетического (таксономического), биоценотического, экологического и т.п.
- 👉 Формы БР существуют в виде **группировок организмов**, по которым они могут быть опознаны и исследованы. Таковы природные сообщества, монофилетические группы, биоморфы, виды, популяции, возрастные группы и т.п.
- 👉 Изучение БР – одно из ключевых условий **познания факторов**, структурирующих биоту.

Некоторые теоретические положения

Морфологическое разнообразие

(в контексте эволюционной парадигмы)

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ



**Таксономическое
разнообразие**
(*diversity*)



**Морфологическое
разнообразие**
(*disparity*)
= разнородность
= разнокачественность

Такая трактовка недостаточна

Некоторые теоретические положения

Морфологическое разнообразие

- ➡ **Морфологическое разнообразие (МР)**, понимаемое в самом широком смысле, – **разнообразие свойств** организмов и их группировок
- ➡ **МР**, понимаемое в таком самом широком смысле, представляет собой «феноменологию» БР
- ➡ Только посредством обращения к МР мы можем **опознавать и сравнивать** группировки организмов как проявления структуры БР

Морфологическое разнообразие

Основные формализации

Компоненты МР:

- **формы разнообразия** (изменчивости); или
- **группировки организмов**, на которых реализованы эти формы разнообразия




Морфопространство (МП) – фенетическое гиперпространство,

- заданное набором исследуемых **переменных** (признаков)
- заполненное элементарными **объектами** (организмами)

Морфологическое разнообразие

Основные формализации

Основные параметры МП:


-  **Оси МП** – переменные (признаки), формирующие МП
-  **Элементы МП** – организмы, характеризующиеся признаками, которые формируют МП
-  **Отношения между элементами МП** – в данном случае **сходственные отношения** по признакам, которые формируют МП

Морфологическое разнообразие


Основные формализации

Основные характеристики МП:

 **Объём** – общий диапазон разнообразия по осям МП

 **Размерность** – полное число осей МР;
– число осей, достаточное для отображения **отношений** между элементами МР

 **Заполнение** – взаимное размещение элементов в МР

 **Структура МП** (= структура МР) – соотношения между **компонентами МР** (формами разнообразия)

Морфологическое разнообразие

Основные формализации

Основные характеристики форм изменчивости:

Скалярные:

- иерархичность
- доли
- перекрывание

Векторные:

- направление преобладающего тренда в МП

Морфологическое разнообразие


Основные формализации

- ➡ **Основные характеристики структуры МП**
(определяется соотношением между формами МР)
- ➡ **Соподчинение** – положение в иерархии форм МР
- ➡ **Соотношение долей** –
- ➡ **Сонаправленность** – соотношение преобладающих трендов в МП

Морфологическое разнообразие

Основные формализации

Условия анализа МП

 **Конструктивность** – каждое морфопространство «замкнуто» набором описывающих его признаков.


Это ограничивает:

- возможности экстраполяции
- возможности сравнения

Морфологическое разнообразие

Основные формализации

Условия анализа МП

 **Аспектность** – способ (**аспект**) рассмотрения МП определяется:

- способом **определения** и «измерения» **сходства** между элементами МП
- интерпретацией осей МП (**Q- R-аспекты**)

Морфологическое разнообразие

Основные формализации

☞ **ERGO:**

☞ Биологическое разнообразие
объективно

☞ Характеристики и основанные на них оценки
морфологического разнообразия
субъективны

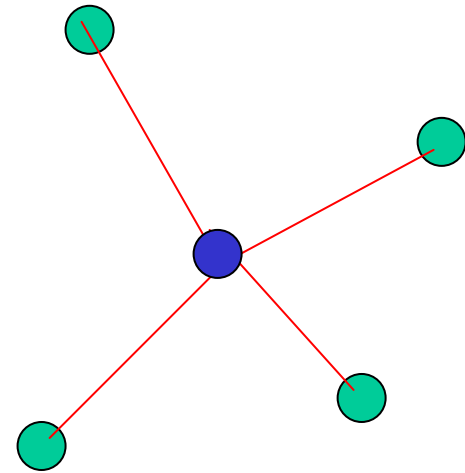
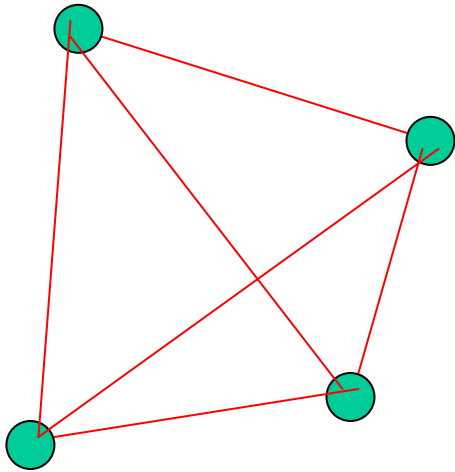
Морфологическое разнообразие

Задачи лекции




- ☞ Беглый обзор основных характеристик и условий анализа морфологического разнообразия
- ☞ Более детальное рассмотрение скалярных и векторных характеристик некоторых форм внутривидовой изменчивости для случаев размеров признаков

*Основной иллюстративный материал –
краниометрические данные нескольких видов
млекопитающих*

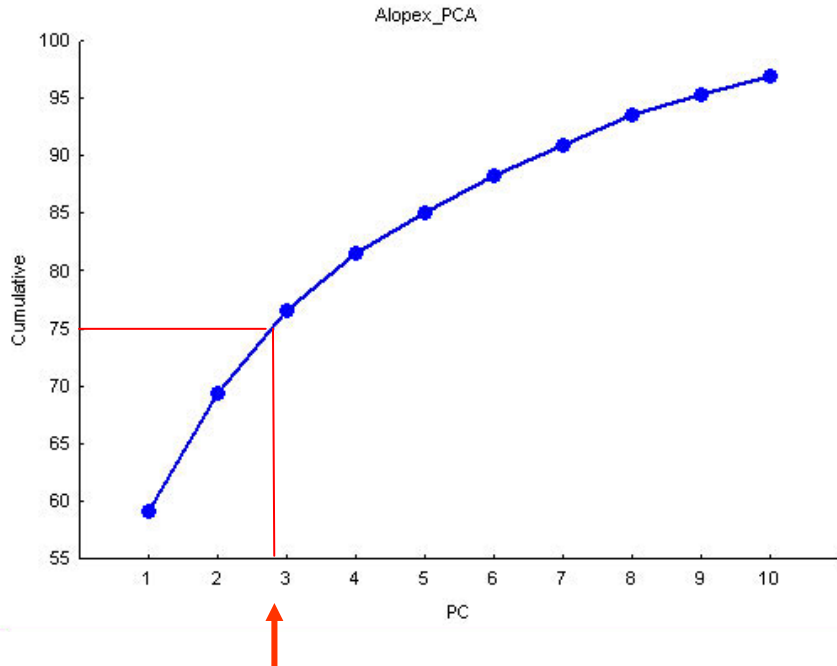
Объём морфопространства: дистантный анализ



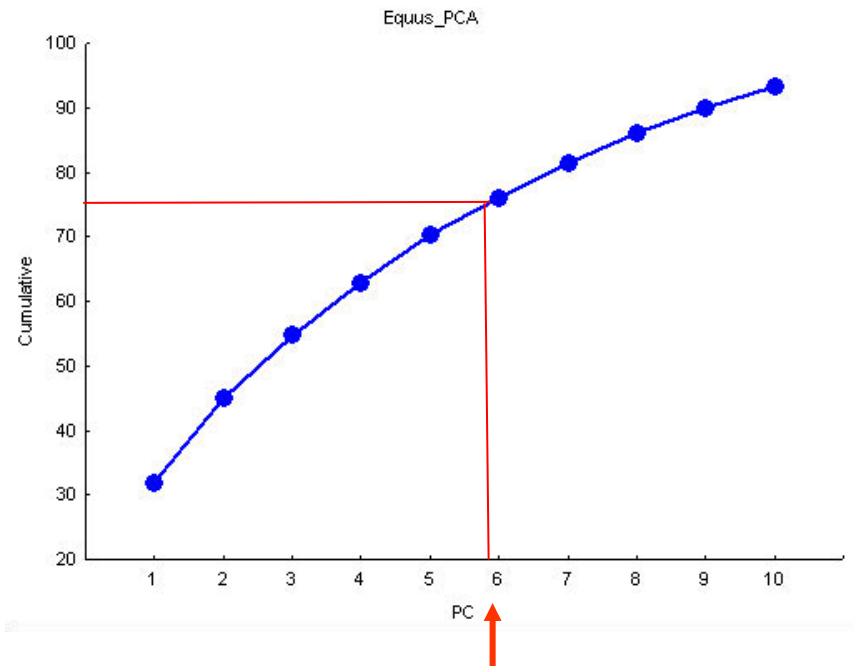
Оценка объёма = сумма дистанций

-  – элементарные объекты (организмы)
-  – дистанции между объектами
-  – вычисленный центроид

Размерность морфопространства: МЕТОД ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ



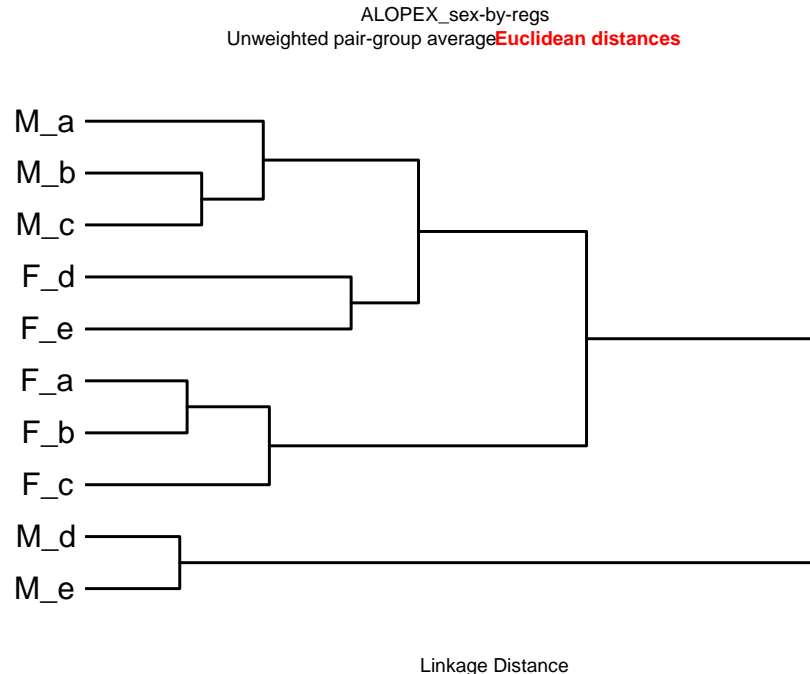
Размерность морфопространства
черепных признаков куницы



Размерность морфопространства
черепных признаков лошади
(данные Н. Спасской)

Иерархия морфопространства

Соотношение половых и возрастных различий по
краниометрическим признакам у песка

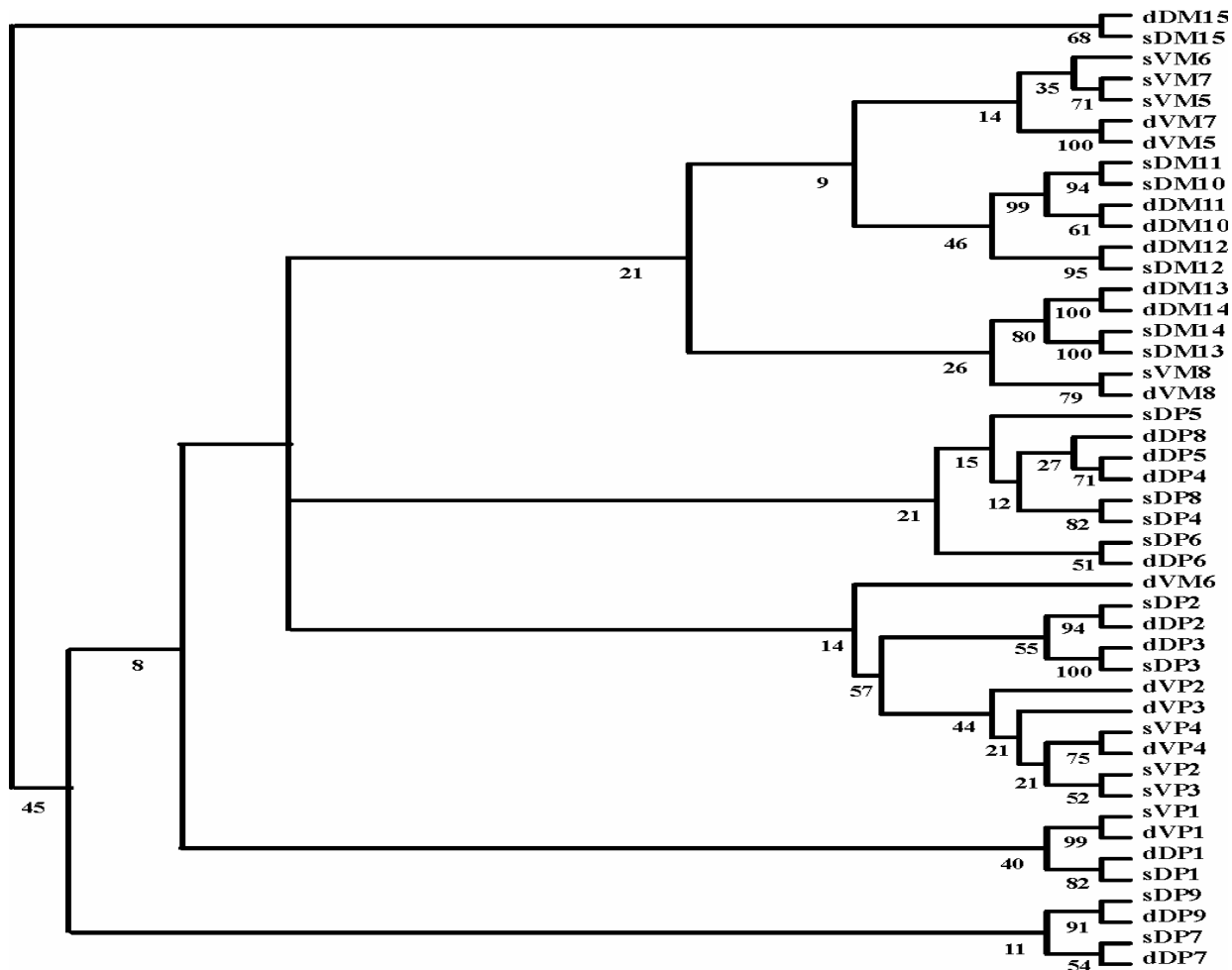


Географические различия «внутри» половых

М – самцы, **F** – самки, **a-e** – географические выборки

(данные *О.Нановой*)

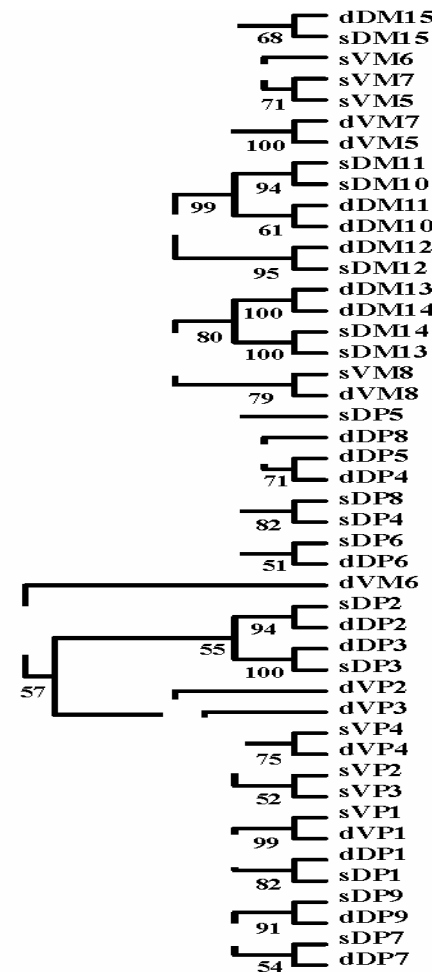
Иерархия морфопространства: обоснование на основе метода подвыборок



Корреляционная структура щёчных зубов песка – **полная иерархия**

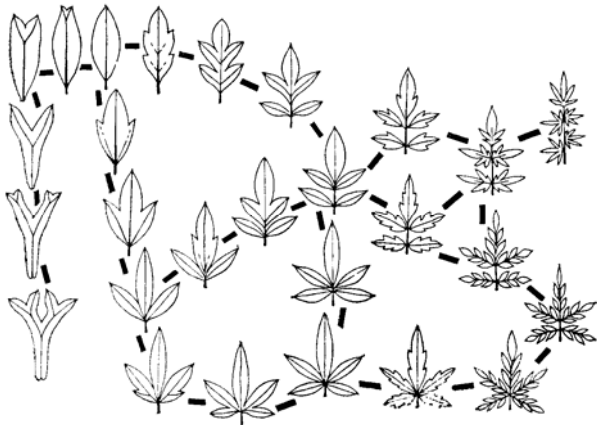
(данные О. Нановой)

Иерархия морфопространства: обоснование на основе метода подвыборок



Корреляционная структура щёчных зубов песца – редуцированная иерархия

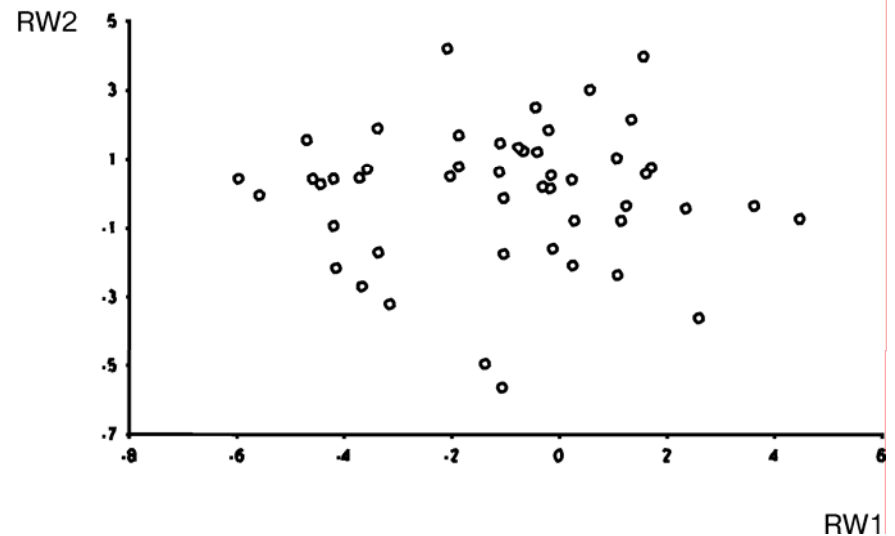
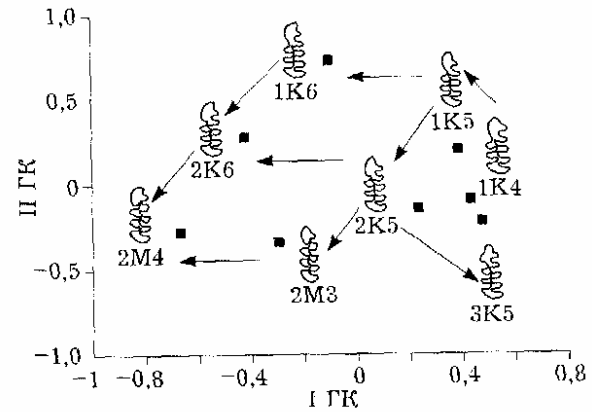
Заполнение морфопространства: разные формы представления



Рефрены по Мейену

Распределение морфотипов М/1
серой полёвки по Позднякову

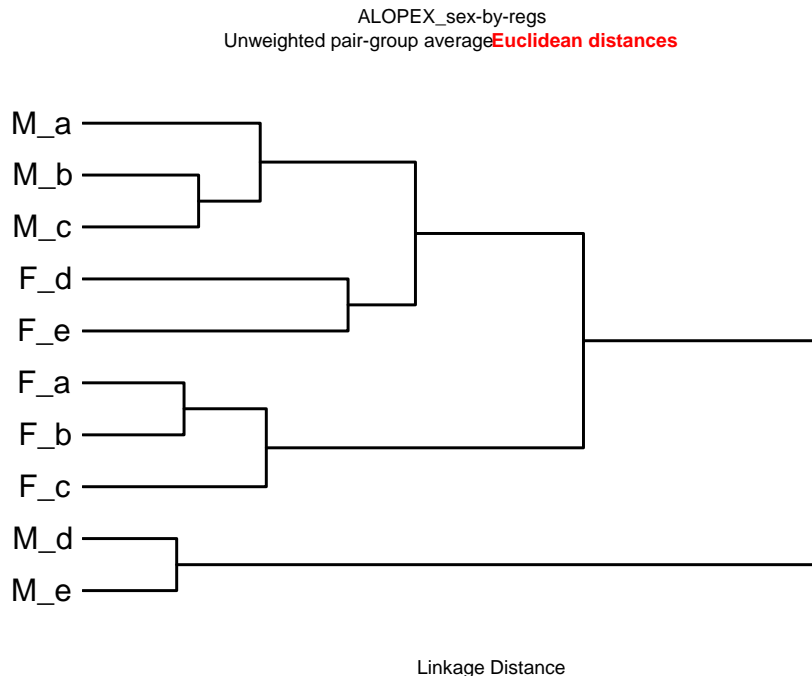
Распределение форм М3/
серебристой полёвки в пространстве
относительных деформаций



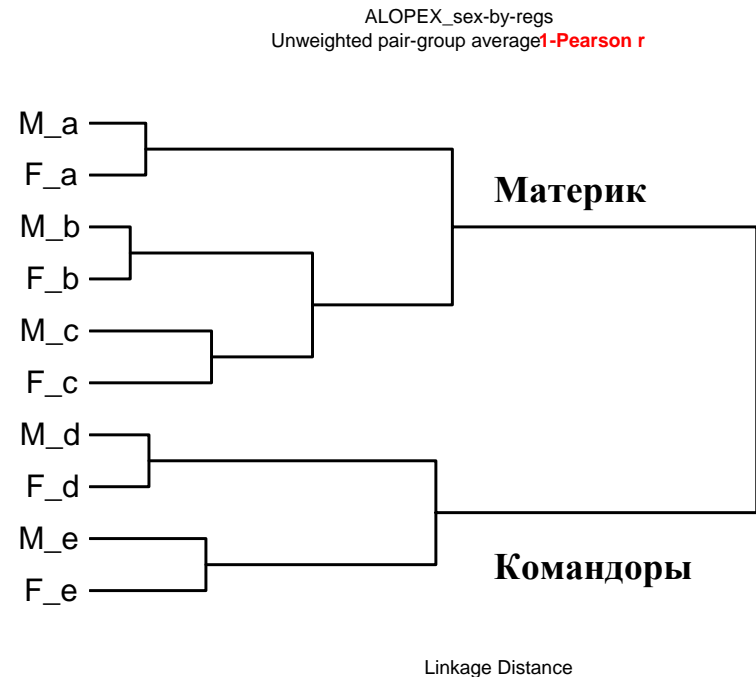
RW1

Аспекты рассмотрения морфопространства: разные метрики

Соотношение половых и возрастных различий по
краниометрическим признакам у песца



Различия по «размерам»:
географические различия «внутри» половых



Различия по «форме»:
половые различия «внутри» географических:

М – самцы, **F** – самки, **a-e** – географические выборки

(данные *О.Нановой*)

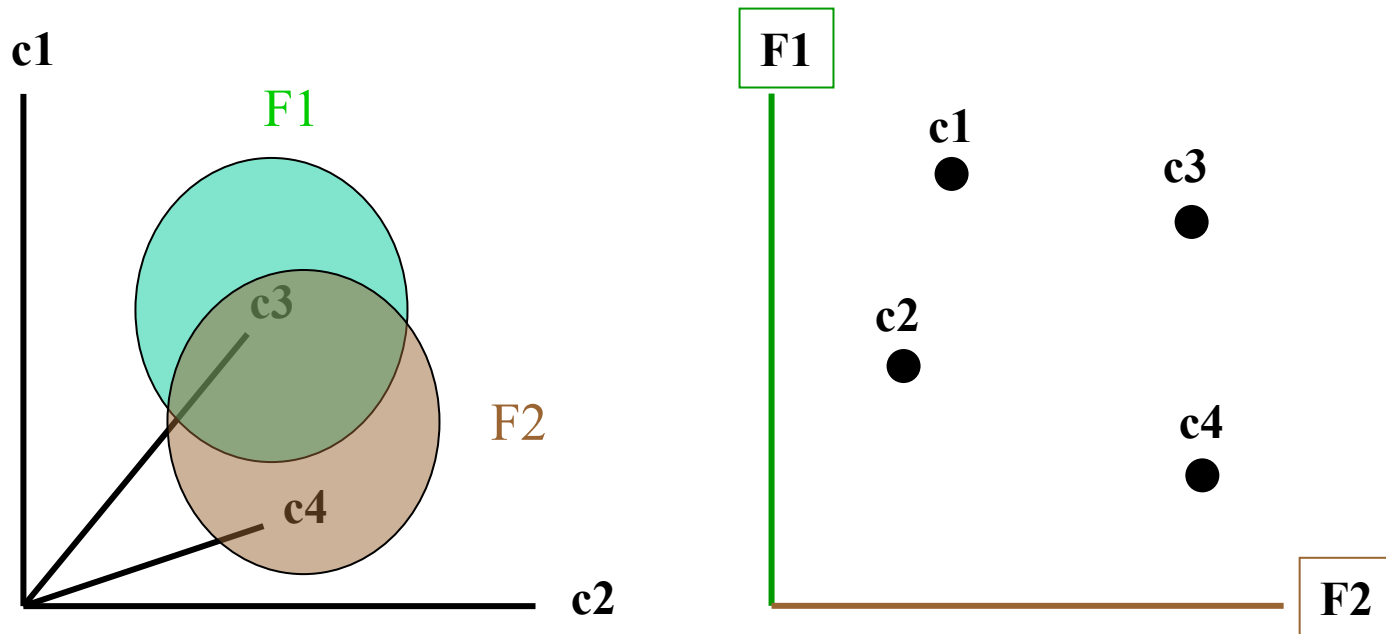
Аспекты рассмотрения морфопространства:

Q- и R-



Сравнение форм изменчивости в
пространстве признаков


Сравнение признаков в
пространстве форм изменчивости




c1-c4 – признаки; F1-F2 – формы изменчивости

Соотношение долей

Основная идея:

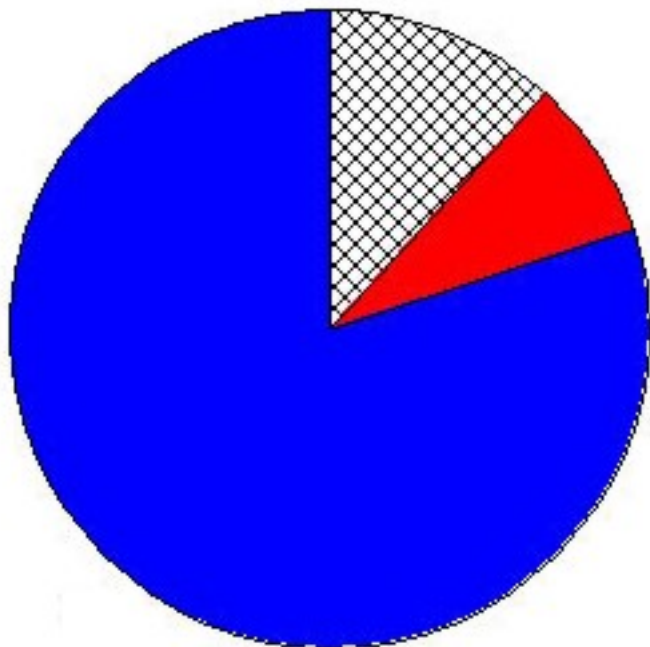
 На каждую форму групповой изменчивости приходится **некоторая доля** в общем разнообразии (морфопространстве).

 Эта доля может быть измерена **количественно**

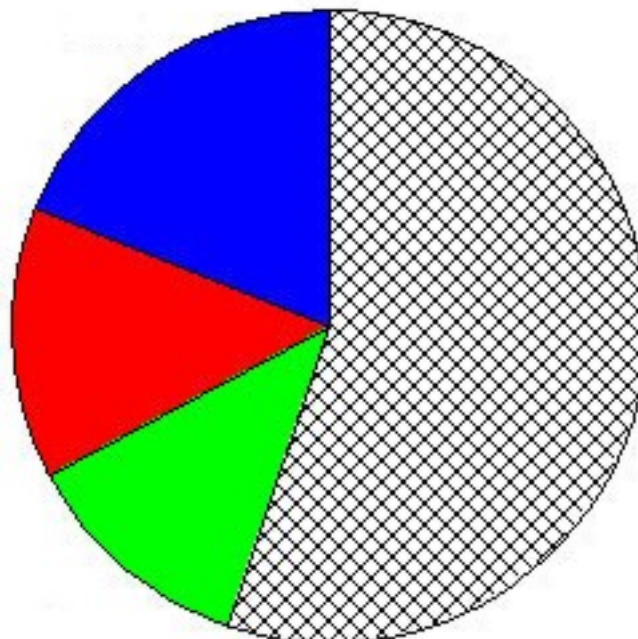
 Количественные оценки долей
разных форм изменчивости размерных признаков
соизмеримы

Соотношение долей (%): суммарная оценка

Куница



Песец



Половые
различия



Возрастные
различия



Географические
различия



Необъяснённая
изменчивость

Соотношение долей (%): сравнение двух методов

Основа – дисперсионный анализ

 **MANOVA** – классический анализ вариантов (дисперсий)

Третья модель = **MANOVA III**

 **VARCOMP** – анализ долей вариантов (дисперсий)

Модель наибольшего правдоподобия = **VARCOMP ML**

Соотношение долей (%): сравнение двух методов

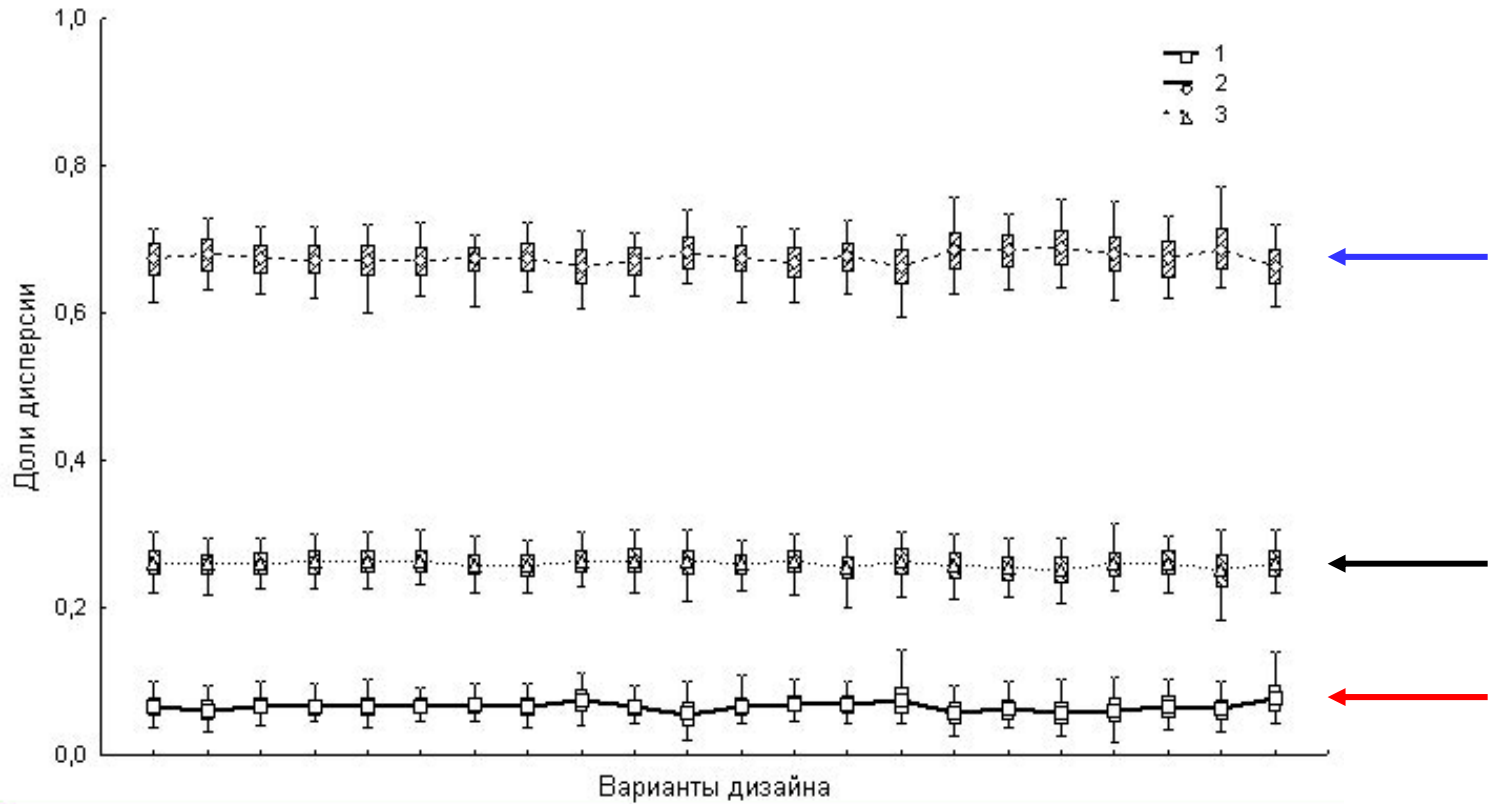
Метод	Куница			
	Регион	Возраст	Пол	Неопред.
MANOVA - III		5.25	67.99	26.75
VARCOMP - ML		5.54	67.39	27.06
	Песец			
MANOVA - III	21.10	11.79	19.46	48.86
VARCOMP - ML	20.79	15.07	21.33	42.78

Соотношение долей (%): варьирование дробности градации фактора

Метод	Кунца			
	Регион	Возраст	Пол	Неопред.
MANOVA - III		<u>5.25</u>	67.99	26.75
		<u>3.88</u>	67.99	28.13
VARCOMP - ML		<u>5.54</u>	67.39	27.06
		<u>4.21</u>	67.63	28.16
	Песец			
MANOVA - III	<u>21.10</u>	11.79	19.46	48.86
	<u>16.50</u>	11.93	18.51	53.05
VARCOMP - ML	<u>20.79</u>	15.07	21.33	42.78
	<u>20.09</u>	14.88	21.15	43.86

Подчёркнут фактор с варьирующей градацией
чёрным – более дробная, **красным** – менее дробная градация

Соотношение долей: варьирование дизайна анализа



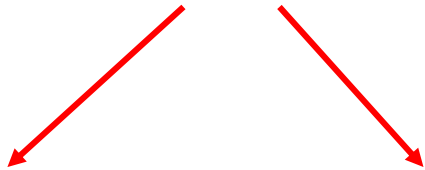
Изменения долей дисперсии **половых** и **возрастных** различий и **неопределённой** изменчивости признаков черепа куницы при изменении объёма элементарных групп (*материалы А. Лисовского*)

Соотношение долей: доверительные интервалы

Проверка нуль-гипотез:

Гипотеза А: доля дисперсии равна нулю (групповой изменчивости нет)

Гипотеза Б: доли дисперсии равны между собой



F-критерий

Рандомизация



Бутстреп

Доверительные интервалы долей (%):
проверка гипотезы А

Метод	Куница			
	Регион	Возраст	Пол	Неопред.
MANOVA - III		5.25 0.55–5.51	67.99 0.03–2.06	26.75
VARCOMP - ML		5.54 0–1.55	67.39 0–0.19	27.06
	Песец			
MANOVA - III	21.10 0.23–3.07	11.79 0–1.81	19.46 0.03–1.08	48.86
VARCOMP - ML	20.79 0–2.10	15.07 0–0.61	21.33 0–0.35	42.78

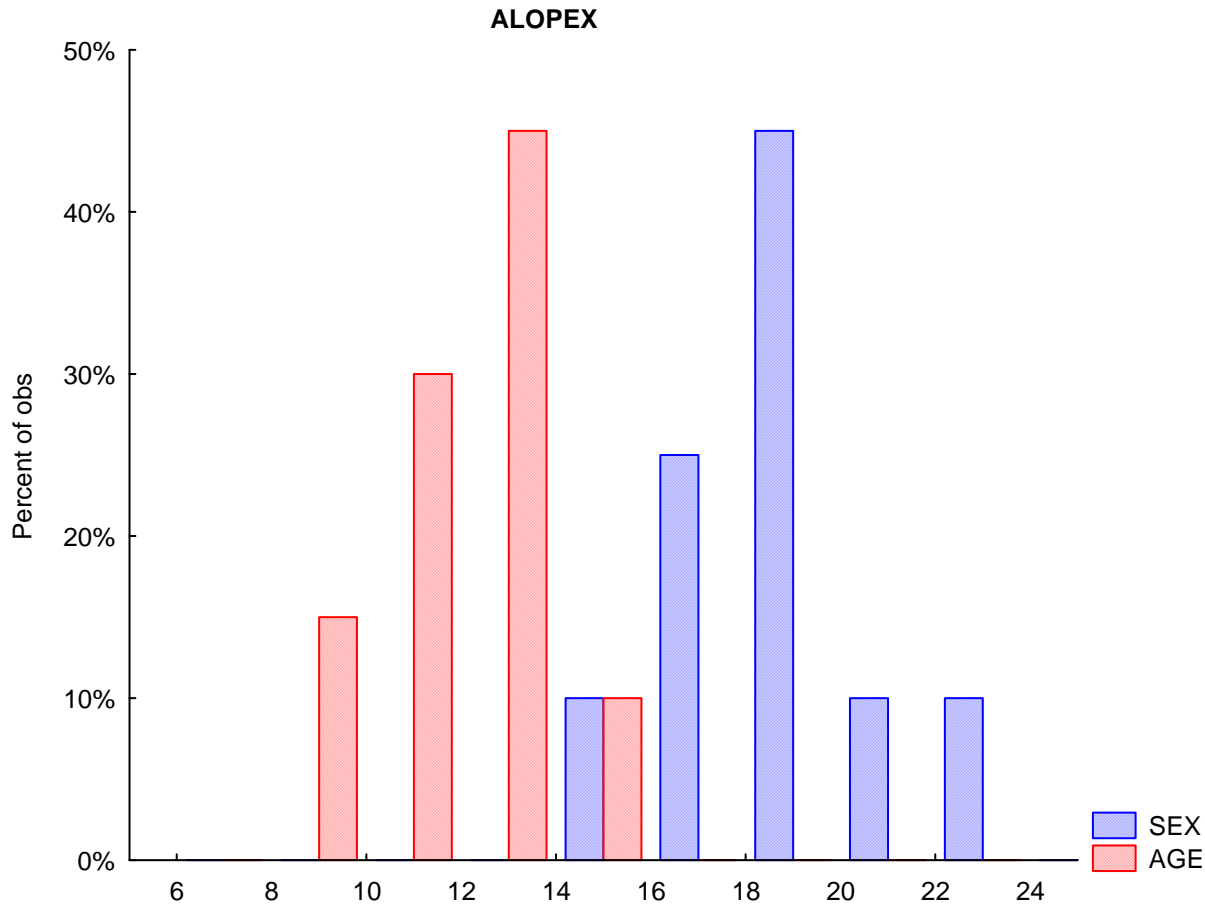
Чёрным – оценка, красным – доверительный интервал

**Доверительные интервалы долей (%):
проверка гипотезы Б**

Метод	Куница			
	Регион	Возраст	Пол	Неопред.
MANOVA - III		5.25 4.00–8.74	67.99 64.80–70.89	26.75
VARCOMP - ML		5.54 2.82–9.01	67.39 65.88–72.33	27.06
	Песец			
MANOVA - III	21.10 16.53–25.84	11.79 8.97–17.47	19.46 14.34–23.64	48.86
VARCOMP - ML	20.79 17.02–25.74	15.07 12.00–19.20	21.33 17.67–26.32	42.78

Чёрным – оценка, красным – доверительный интервал


Доверительные интервалы долей (%): проверка гипотезы Б





Частотные распределения долей в бутстреп-репликах
для половых и возрастных различий признаков черепа песка

Со-направленность форм изменчивости

Основная идея:

 Различия между группами, соответствующие данной форме изменчивости, представимы как **вектор преобладающего тренда** этой формы в заданном морфопространстве

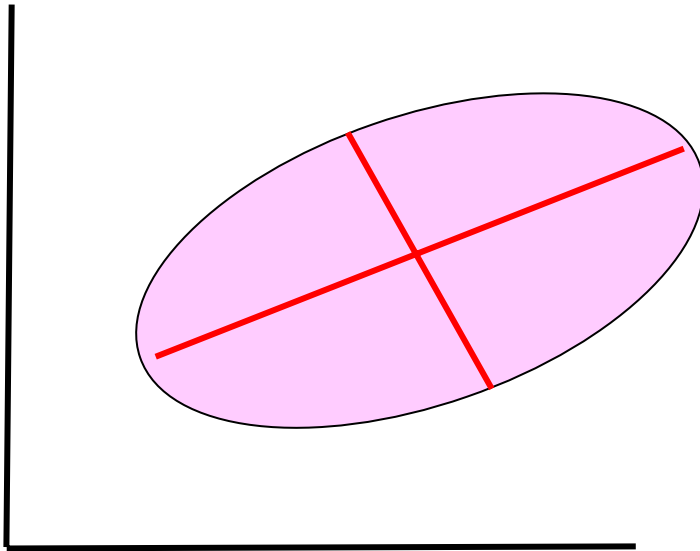
 Вектора, соответствующие разным формам изменчивости размерных признаков в едином морфопространстве, **соизмеримы**

 Чем более **сходны** механизмы регуляции форм изменчивости, **тем выше** их сонаправленность

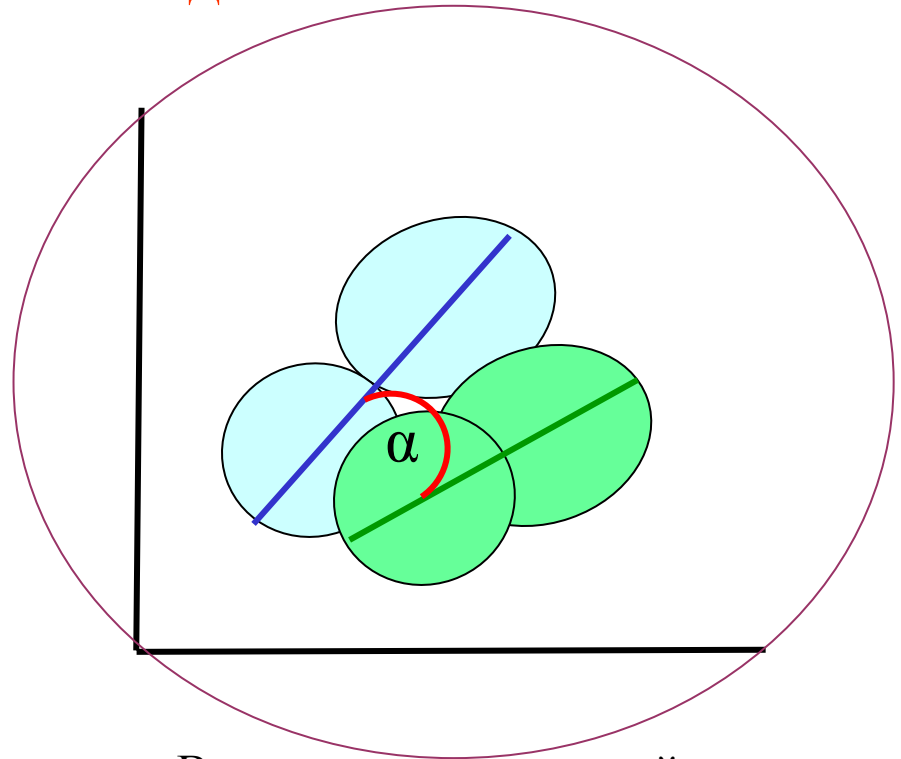
(авторство А. Лисовского)

Со-направленность форм изменчивости

Основная идея:



Выделение направлений
наибольшего разнообразия в
однородной совокупности
(факторный анализ)



Выделение направлений
наибольшего разнообразия для двух
форм групповой изменчивости
(дисперсионный анализ)

Со-направленность форм изменчивости

Возможные способы анализа:



Соотношение разных форм в пределах одной группы

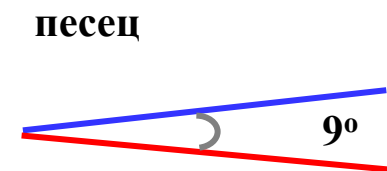
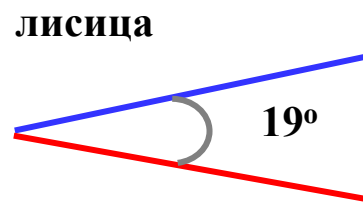
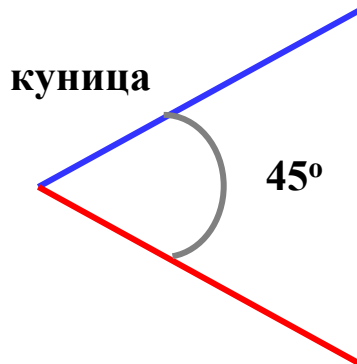


Соотношение одной формы в разных группах

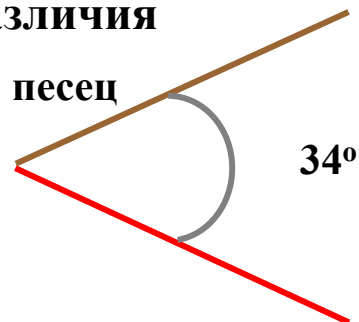
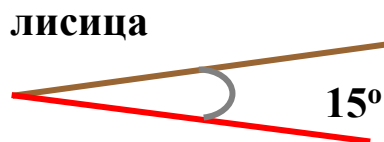
Со-направленность форм изменчивости

Соотношение разных форм в пределах одной группы

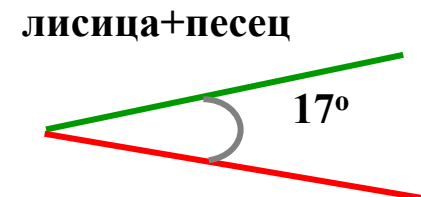
Половые и возрастные различия



Региональные и возрастные различия



Видовые и региональные различия



— пол
— возраст

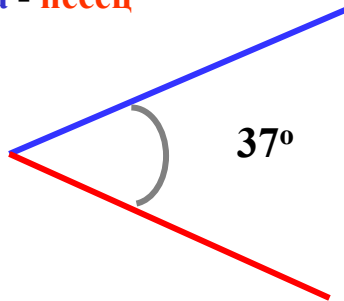
— регион
— вид

Со-направленность форм изменчивости

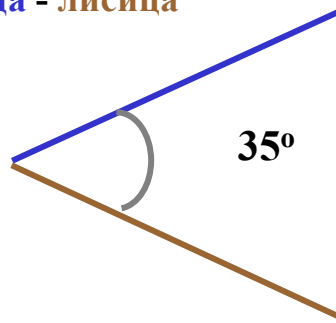
Соотношение одной формы в разных группах

Тренды возрастных различий

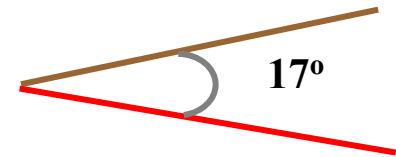
куница - песец



куница - лисица

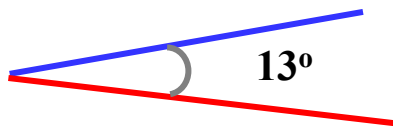


лисица - песец

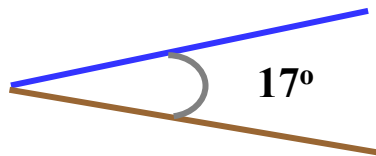


Тренды половых различий

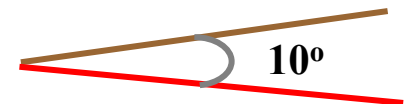
куница - песец



куница - лисица



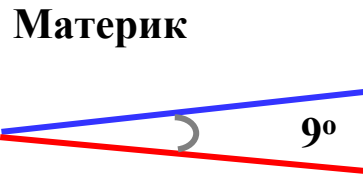
лисица - песец



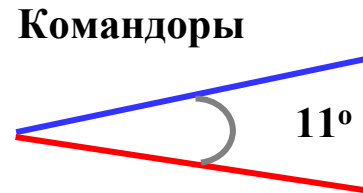
Со-направленность форм изменчивости

Внутривидовые сравнения:
изменчивость соотношения половых и возрастных различий

Песец

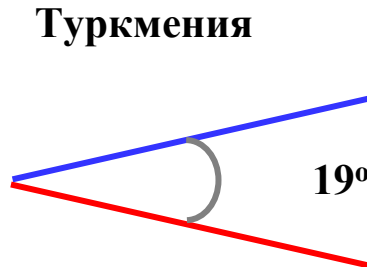


кбд = 119 мм

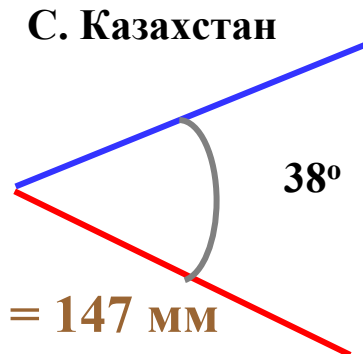


кбд = 125 мм

Лисица



кбд = 127 мм



кбд = 147 мм

— пол — возраст

кбд – кондилобазальная длина черепа

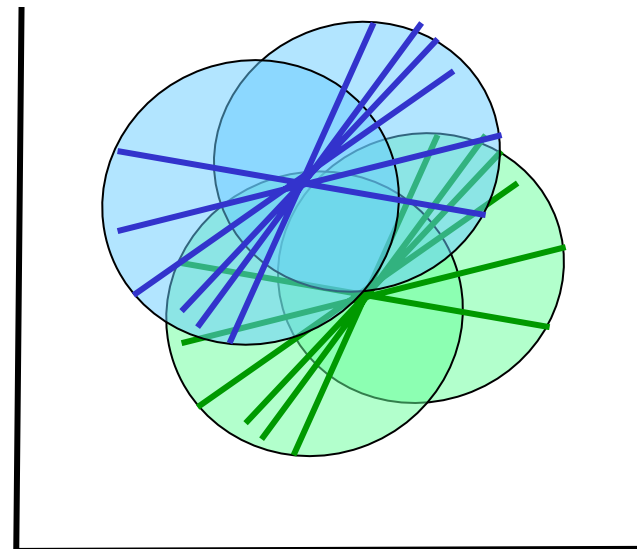
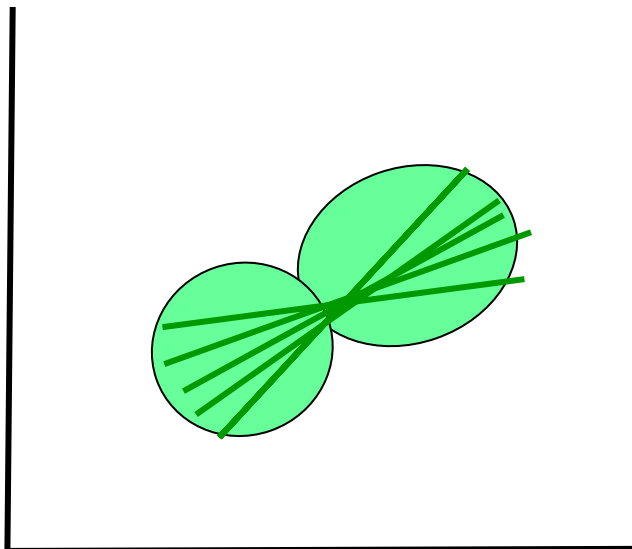
Со-направленность форм изменчивости

Проверка нуль-гипотез:






Гипотеза А: направление вектора одной формы изменчивости случайно относительно осей морфопространства

Гипотеза Б: направления векторов двух форм изменчивости случайны относительно друг друга

Бутстреп

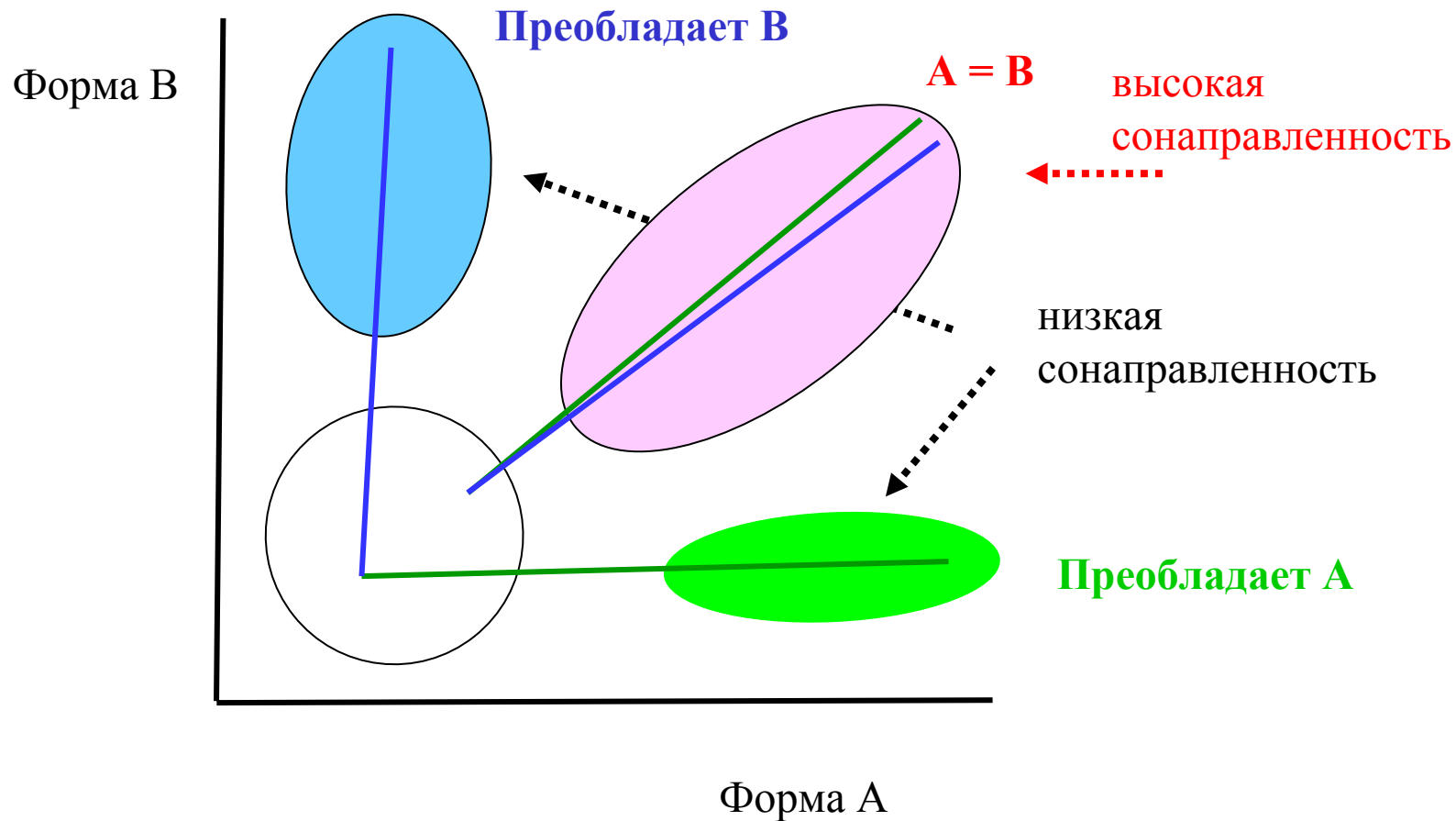


Анализ признаков (R-аспект)

-  **Q-аспект** рассмотрения морфопространства предполагает интегральную оценку изменчивости без вычленения вкладов отдельных признаков
-  **R-аспект** позволяет рассматривать проявления разных форм изменчивости на отдельных признаках
-  Чтобы такой анализ был эффективен, совокупности признаков не следует интерпретировать как статистические ансамбли
-  Основан на сравнении долей дисперсии разных форм изменчивости, приходящихся на разные признаки
-  Дополняет и детализирует анализ сонаправленности форм изменчивости

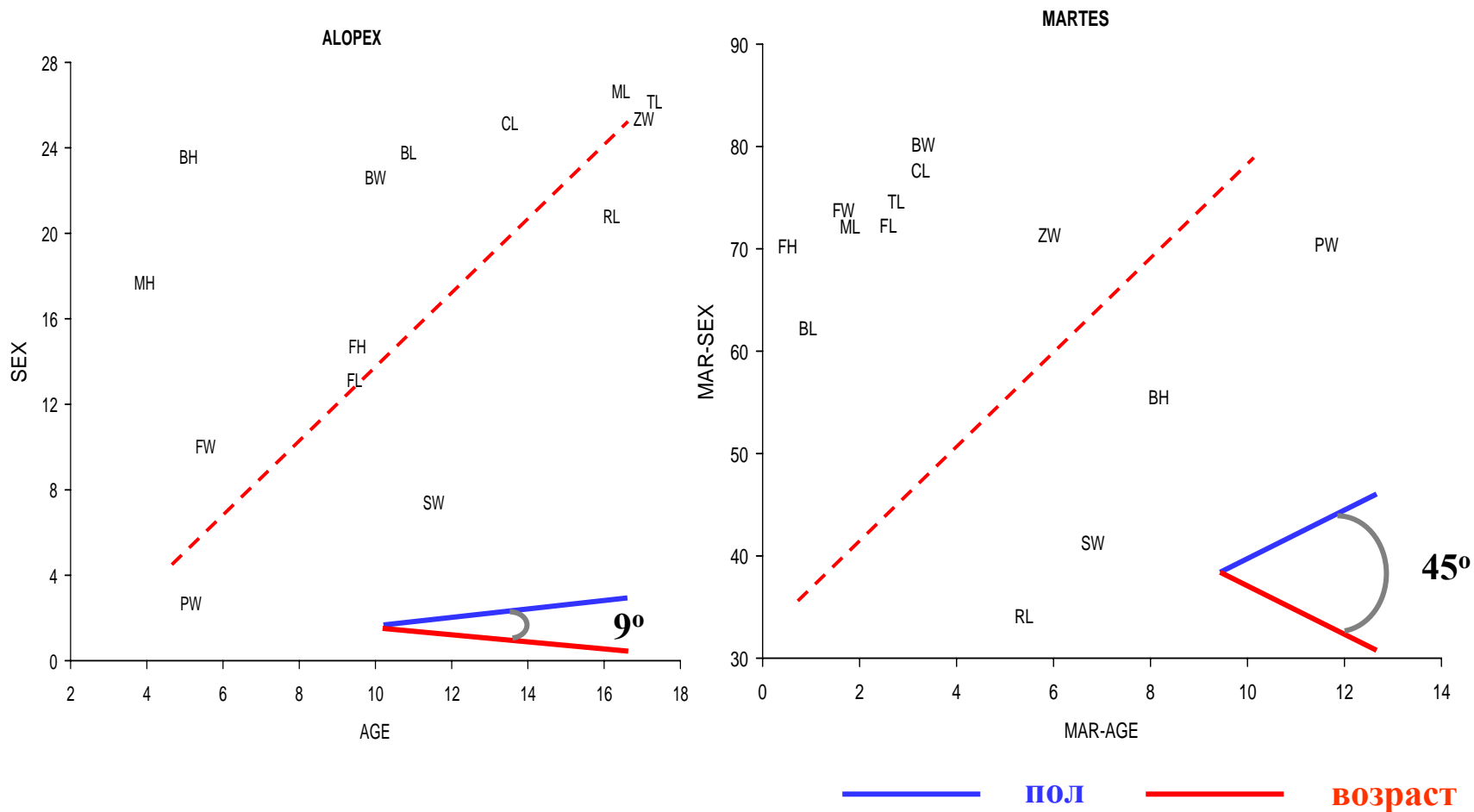
Анализ признаков (R-аспект)

Общая модель



Анализ признаков (R-аспект)

Соотношение между возрастной и половой изменчивостью признаков черепа у песца и куницы



Анализ признаков (R-аспект)

Возможные интерпретации:



Распределение признаков в пространстве форм изменчивости отражает **сходство факторов**, ответственных за эти формы

Две основные причины высокой сонаправленности



«Параллелизм»



Совпадение (перекрывание)
общих причин двух форм



«Преемственность»

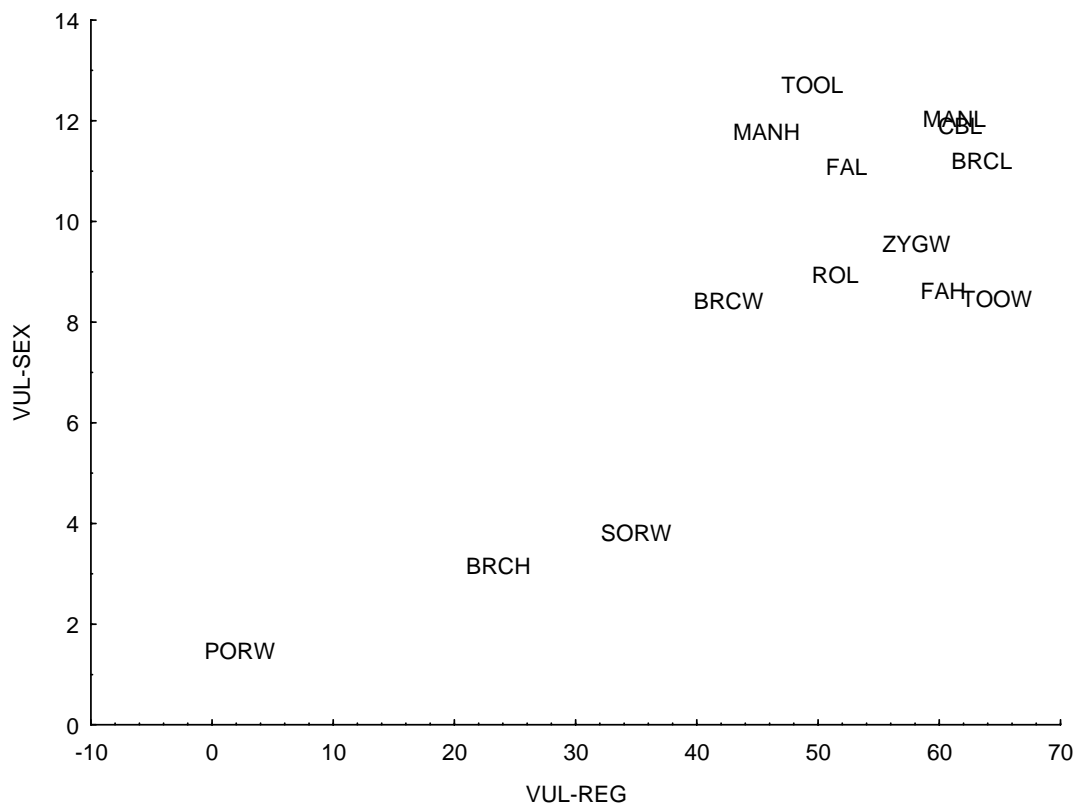


Одна из форм является одной из
причин (предпосылок) другой

Анализ признаков (R-аспект)

Возможные интерпретации: «параллелизм»

Соотношение между возрастными и подвидовыми различиями признаков черепа у лисицы



(данные О. Нановой)

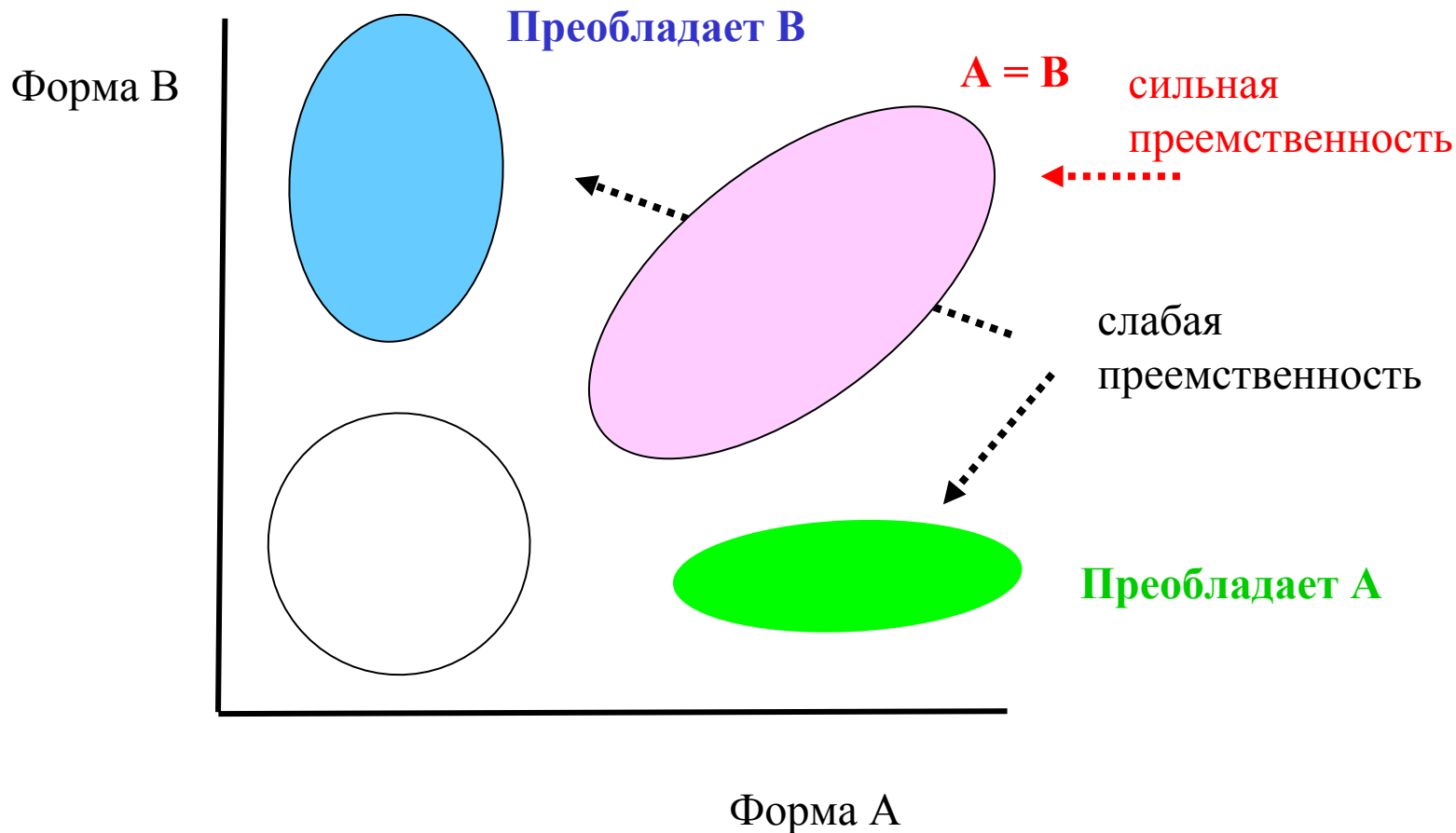
Анализ признаков (R-аспект)

Возможные интерпретации: «преемственность»

- ➡ Одни из форм изменчивости могут рассматриваться как **исходные** («базовые»), другие — как **производные** («надстройки») относительно первых
- ➡ Для размерных признаков, меняющихся с возрастом, **базовой является возрастная изменчивость**. Прочие формы изменчивости таких признаков, при отсутствии существенного воздействия других факторов, — **«надстройки» над возрастной**.
- ➡ В рамках дарвиновской микроэволюционной модели, подобным соотношению связаны **межподвидовые и межвидовые различия**

Анализ признаков (R-аспект)

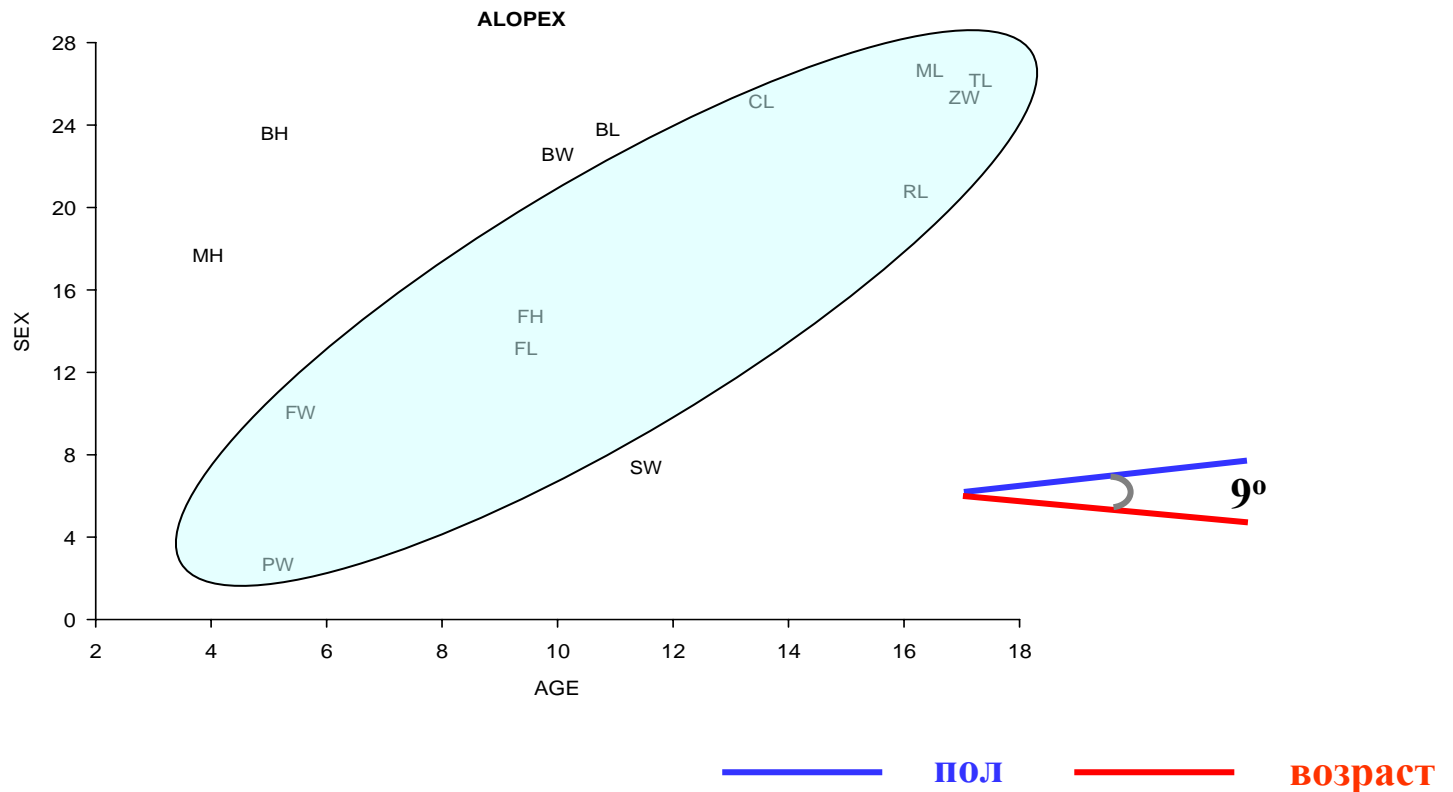
Возможные интерпретации:
«преемственность»



Отношение преемственности

Возможные интерпретации:
сильная «преемственность»

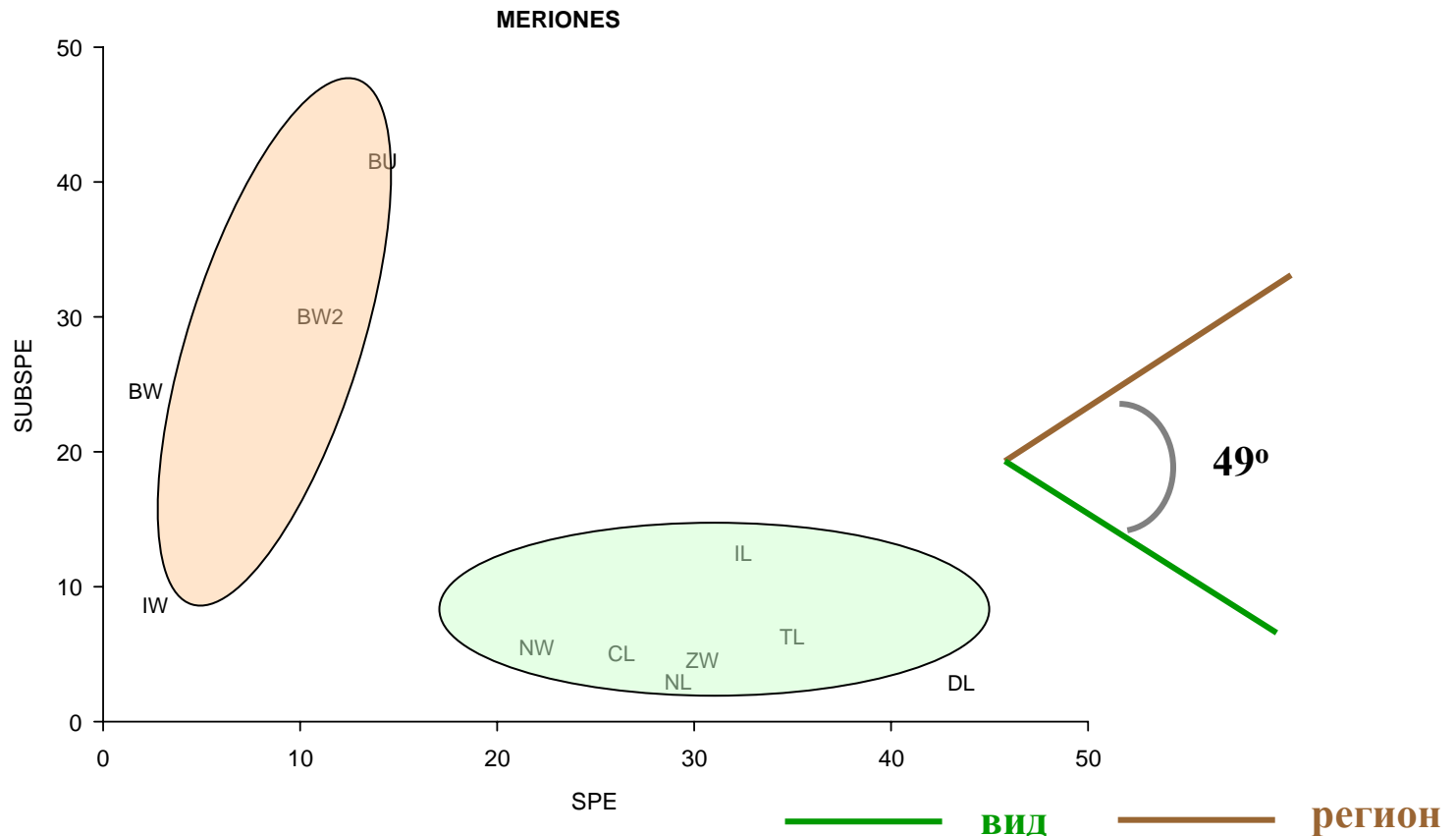
Соотношение между возрастной и половой изменчивостью признаков черепа у песца



Отношение преемственности


Возможные интерпретации:
слабая «преемственность»


Соотношение между подвидовыми и межвидовыми различиями признаков черепа у малых песчанок





Некоторые итоги:

методическая часть

-  Соотношения долей и сонаправленность форм групповой изменчивости могут быть оценены количественно с помощью **дисперсионного анализа**

-  При оценке долей из двух рассмотренных методов **VARCOMP–ML** предпочительнее **MANOVA–III**




-  Данный подход позволяет сравнивать доли и преобладающие тренды
 - **разных** форм в **одной** группе
 - **одной и той же** формы в **разных** группах

-  **Доверительные интервалы** для оценок долей и векторов могут быть даны на основе методов
 - **рандомизации**
 - **бутстрепа**

Некоторые итоги:

содержательная часть

С помощью рассмотренных подходов можно исследовать такие значимые биологические проблемы как **соотношение между:**

-  — возрастной и половой изменчивостью
-  — возрастной и географической изменчивостью
-  — непрерывной и «квантовой» моделями видообразования

Такого рода анализ позволяет

- выявлять **преемственность** между формами изменчивости
- оценивать **степень специфичности** формирующих факторов

Некоторые итоги:

содержательная часть



В целом, у рассмотренных видов тренды возрастных различий подвержены **большей изменчивости**, чем тренды половых различий. Это означает, что:

- 👉 — у этих видов факторы, влияющие на закономерности **возрастных** изменений черепа, **более лабильны** в сравнении с факторами, определяющими **половые** различия

Некоторые итоги:

содержательная часть

Тренды региональных и возрастных различий у лисицы более сходны, чем у песца. Это означает, что различия между подвидами по краниальным признакам:

-  — у лисицы в значительной степени являются «**надстройкой**» над возрастной изменчивостью
-  — у песца находятся под существенным воздействием **иных факторов**

Некоторые итоги:

содержательная часть

В роде малых песчанок **слабая преемственность** между межподвидовой и межвидовой изменчивостью размерных признаков черепа, возможно, означает, что:

- 👉 — в данной группе грызунов **видообразование** более соответствует модели **прерывистого равновесия**, чем непрерывной (дарвиновской) эволюции

**Спасибо
за
внимание**