

УДК 575.21:591.471.4:599.323.4

РАЗНООБРАЗИЕ ВАРИАНТОВ СТРОЕНИЯ АНТЕРОКОНИДА m1 ПОЛЕВОК РОДОВ *STENOCRANIUS* И *ALEXANDROMYS* (ARVICOLINI, RODENTIA): КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ ПОДХОДЫ

© 2023 г. А. А. Поздняков^{а, *}, И. Я. Павлинов^б

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, 630091 Россия

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

*e-mail: pozdneyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 31.03.2023 г.

Исследовано 75 изображений морфотипов антероконидов для пяти видов полевок — *Stenocranius gregalis*, *Alexandromys middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. tuijanensis* и *A. oeconotus* — традиционным методом и методом геометрической морфометрии. В рамках традиционного подхода морфотипическое пространство является трехмерным, оси которого задаются 1) сложностью изгиба лингвальной и 2) лабиальной сторон передней непарной петли, а также 3) количеством замкнутых углов. Для четырех видов *Alexandromys* потенциальное количество морфотипов составляет 56, из которых реально выявлено 30 (степень заполненности морфопространства 53.6%). В количественном подходе использовали метод тонких пластин и анализ прокрустовых дистанций. Распределение морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций как для отдельных видов, так и для их совокупности имеет дугообразную конфигурацию, причем одна часть дуги связана в основном с усложнением/упрощением буккальной стороны передней непарной петли, другая часть дуги — с двухсторонним усложнением/упрощением и одновременно вытягиванием/сжатием передней непарной петли. В потенциальном морфопространстве остается незаполненной та его часть, которая соответствует умеренно усложненному и максимально вытянутому антерокониду. Распределение морфотипов для всей совокупности видов в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования образует единое почти однородное облако, почти равномерно заполняющее все морфопространство. Коэффициенты корреляции между матрицами морфогенетических и прокрустовых дистанций между морфотипами, вычисленными для каждого из видов, составляют от 0.56 до 0.73.

Ключевые слова: морфологическое разнообразие, геометрическая морфометрия, *Stenocranius*, *Alexandromys*, антероконид m1, морфотипы

DOI: 10.31857/S0044513423060119, **EDN:** YXVHTD

В популяционных и палеонтологических работах морфотипическая изменчивость щечных зубов полевок исследуется в качестве материала, характеризующего данную популяцию или вид (Огнев, 1950; Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Малеева, Елькин, 1986; Nadachovski, 1991; Токмергенов, 1992; Rossolimo, Pavlinov, 1992; Markova et al., 2010; Dokuchaev, 2014; Лисовский и др., 2018). Анализ закономерностей морфотипического разнообразия полевочных зубов посвящено не много работ, выполненных главным образом на серых полевках (Ангерманн, 1973; Поздняков, 1995, 2011; Ковалева и др., 2002; Markova et al., 2013).

До настоящего времени этот анализ основан на качественном описании строения зубов, связанном с выделением квазидискретных морфоти-

пов. Между тем, поскольку жевательная поверхность зубов полевок представима как геометрическая фигура, для ее описания легко применимы количественные методы геометрической морфометрии. В отличие от качественных методов, геометрическая морфометрия позволяет описывать, сравнивать и оценивать изменчивость форм исключительно на количественной основе (Павлинов, Микешина, 2002; Васильев и др., 2018). Опубликованы исследования формы жевательной поверхности зубов полевок, выполненные с применением методов геометрической морфометрии (Павлинов, 1999, 2000; Voyta et al., 2013; Navarro et al., 2018; Войта и др., 2019; Pavlinov, 2022).

Одним из основных объектов исследований разнообразия строения щечных зубов полевок в

самых разных аспектах (популяционный, таксономический, собственно морфотипический и т.п.) является передний (антероконидный) отдел первого нижнего коренного зуба (m1). Общей основой анализа разнообразия вариантов строения антероконида является его представление как некой двумерной геометрической фигуры (формы), которая исчерпывающе задается конфигурацией эмалевой обкладки. Общей концептуальной основой анализа является представление разнообразия конфигураций антероконида как морфопространства, которое может быть потенциальным (все возможные варианты) или вписанным в него реализованным (наблюдаемые варианты) (McGhee, 1999; Pavlinov, 2011). Как видно из выше сказанного, описание и сравнение этих конфигураций может быть качественным или количественным, их методическое содержание состоит в следующем.

Качественное описание формы антероконида дается на основе визуального анализа контура его эмалевой обкладки с помощью следующих трех основных параметров: 1) сложности изгиба лингвальной и 2) лабиальной сторон контура эмалевой обкладки передней непарной петли и 3) общего количества обособленных (замкнутых) выступающих углов. Для анализа структуры морфологического разнообразия антероконида их тотальная совокупность редуцируется (огрубляется) до небольшого количества квазидискретных морфотипов, каждый из которых характеризуется специфической комбинацией этих параметров. На основе все того же визуального анализа соотношений между ними конструируется некое морфопространство; если в его конструирование вводятся не только реально выявленные, но и возможные домысливаемые (при некоторых допущениях и ограничениях) морфотипы, морфопространство рассматривается как потенциальное, а его заполнение выявленными морфотипами — как реализованное; во втором случае для количественной характеристики морфопространства могут вводиться оценки частоты морфотипов в исследуемой выборке. Если визуально оцениваемые соотношения между морфотипами трактуются как их взаимные трансформации, при некоторых допущениях в оценку структуры морфопространства можно вводить “полуколичественные” (морфогенетические) дистанции между морфотипами. Такие трансформации, выявленные у разных видов, могут содержательно интерпретироваться, например, с позиции вавилонского закона гомологических рядов (Ангерманн, 1973; Васильев, Васильева, 2009; Поздняков, 1995).

Количественный анализ формы антероконида средствами геометрической морфометрии проводится на основе описания контура ее эмалевой обкладки некоторой совокупностью точек, представляемых вдоль контура согласно некоторому

алгоритму и характеризуемых системой декартовых x, y -координат (Павлинов, Микешина, 2002; Васильев и др., 2018). Отдельные антерокониды сравниваются попарно по соответствующим совокупностям точек таким образом, что любые различия между ними, кроме различий по форме, исключаются; на этом этапе исключается и “огрубление” антероконидов до некоторых обобщенных морфотипов. Сравнение антероконидов как геометрических форм проводится на строго количественной основе, его основным результатом оказывается некое общее морфопространство (в контексте геометрической морфометрии оно называется кендэлловым), которое конфигурируется соотносительным положением в нем всех антероконидов. Положение вариантов антероконидов в морфопространстве описывается совокупностью вторичных (относительно исходных декартовых) так называемых “прокрустовых координат”, на основании их значений между вариантами можно строго количественно вычислять дистанции (прокрустовы или эквивалентные им евклидовы) и проводить ординатный (главные компоненты, многомерное шкалирование, дискриминантный и т.п.) или кластерный анализы. Все это дает некоторое разнообразие способов представления структуры разнообразия антероконидов; при знании сущности лежащих в их основе алгоритмов различия получаемых с их помощью результатов могут служить основанием для содержательной интерпретации структуры морфологического разнообразия антероконидов.

Основная задача настоящей статьи — анализ возможностей и ограничений количественного описания методами геометрической морфометрии структуры разнообразия конфигураций антероконида m1 серых полевок в сравнении с традиционным качественным подходом. В этом анализе основной акцент делается на содержательных вопросах — на том, что нового рассматриваемый количественный подход дает для выявления и понимания структуры морфологического разнообразия антероконидов и каким образом этот подход может быть использован в популяционно-морфологических, таксономических и иных сравнительных исследованиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Фактологическую основу настоящего исследования составляет совокупность изображений морфотипов антероконидов (включая их обозначения) для пяти видов полевок: *Stenocranius gregalis*, *Alexandromys middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. mujanensis*, *A. oeconomus* (рис. 1). Номенклатура приводится по последней сводке (Krušufek, Shenbrot, 2022). Всего выделено 35 морфотипов, в т.ч. для *S. gregalis* 11, *A. middendorffii* 13, *A. mongolicus* 16, *A. mujanensis* 17, *A. oeconomus* 18; методика их вы-

деления и обозначения ранее опубликована в статье первого автора (Поздняков, 2011).

В работе использована авторская методика визуального описания изменчивости жевательной поверхности m1 (Поздняков, 2011). При выделении морфотипов использовали буквенно-цифровое кодирование. На первом этапе учитывали количество и форму замкнутых дентиновых полей. В качестве критерия отчленения одного поля от другого принимали смыкание пристеночного дентина противоположных сторон зуба в перешейке между полями. На этом этапе выделено шесть групп морфотипов, обозначенных буквами. Первые четыре буквы соответствуют количеству замкнутых полей треугольной формы: Н – 3, К – 4, М – 5, Т – 6. В двух оставшихся группах – Р и Ма – последняя пара полей (считая от задней непарной петли) не разделена. В группе Р слиты четвертый и пятый треугольники, в группе Ма слиты шестой и седьмой треугольники.

На втором этапе к буквенному обозначению морфотипа слева и справа приписывали числа, равные количеству изгибов лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли, соответственно. Например, кодировка 3Н6 обозначает морфотип с тремя замкнутыми треугольными полями, тремя изгибами лабиальной стороны передней непарной петли и шестью – лингвальной стороны.

Исследованная выборка включает в общей сложности 75 морфотипов антероконидов (единиц сравнения), для разных видов их число составляет от 11 до 18 (табл. 1). Для достижения полной стандартизации общей структуры переднего отдела m1, включающего антероконид, и соблюдения условий применения специфического метода описания ее конфигурации (см. далее) в данном анализе задняя граница антероконида задана двумя каудально примыкающими к нему выступающими углами коронки m1 (рис. 1).

Стандартные способы качественного (морфотипического) и количественного (на основе методов геометрической морфометрии) описания элементов зубной коронки щечных зубов полевок (включая антероконидный отдел) и анализа их разнообразия (включая представление структуры соответствующих морфопространств) изложены ранее в публикациях авторов (Павлинов, 1999; Поздняков, 2011; Pavlinov, 2022). В настоящей работе описание эмалевой обкладки антероконида методами геометрической морфометрии дано системой 200 полуметок, расставляемых автоматически эквидистантно вдоль ее контура с помощью программы tpsDig2 (Rohlf, 2017). В качественном анализе попарные морфогенетические дистанции между морфотипами численно оценивались по количеству преобразований, необходимых для линейной (по наименьшему пути) трансформа-

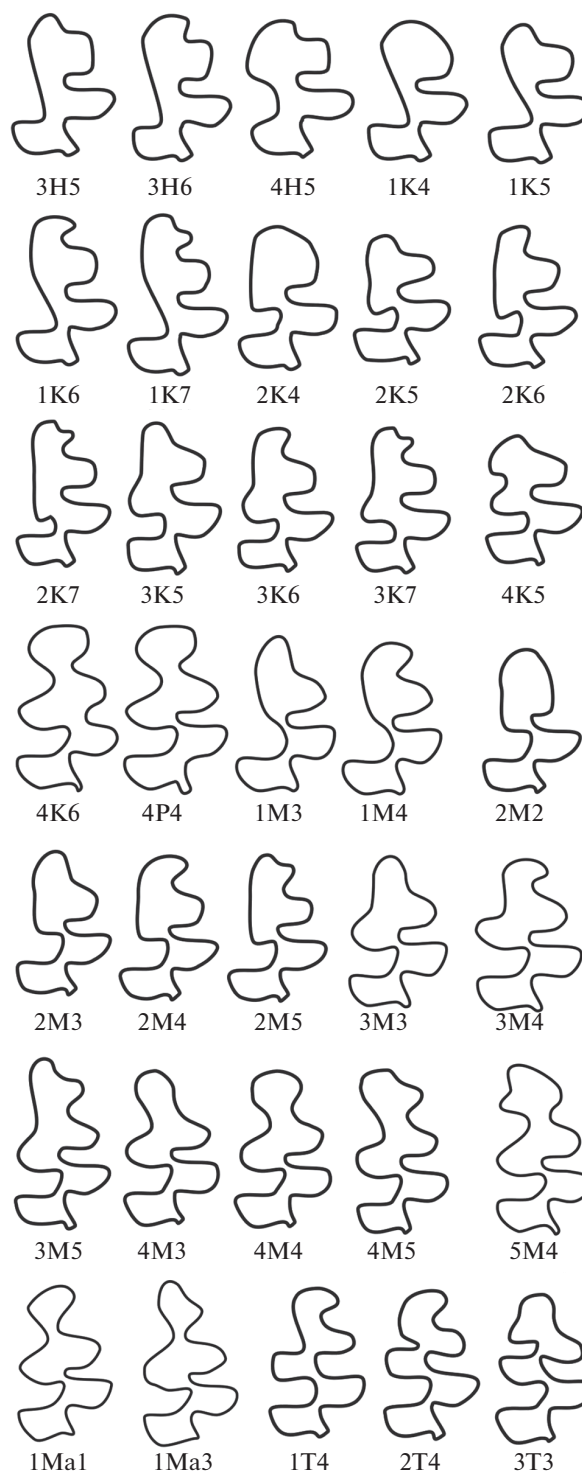


Рис. 1. Выделенные морфотипы m1; показан только передний отдел зуба (полусхематично).

ции одного морфотипа в другой. В количественном анализе структуры разнообразия конфигураций антероконида использовали два основных подхода – метод тонких пластин и анализ прокрустовых дистанций (Павлинов, Микешина, 2002;

Таблица 1. Общая характеристика исследованного материала и количественные оценки разнообразия вариантов строения антероконоидов

Вид	<i>n</i>	Средняя дистанция	Доля дисперсии RW1, %
<i>Stenocranius gregalis</i>	11	0.21	65
<i>Alexandromys middendorffii</i>	13	0.22	45
<i>A. mongolicus</i>	16	0.22	56
<i>A. mujanensis</i>	17	0.24	57
<i>A. oeconomus</i>	18	0.24	55
Все виды	75	0.24	50

Васильев и др., 2018). В первом случае для визуализации морфопространства использовали результаты анализа относительных деформаций (аналог главных компонент), во втором — результаты непараметрического многомерного шкалирования, для их построения использованы программы tpsRelw (Rohlf, 2019) и PAST (Hammer et al., 2001). Для количественного анализа внутривидового разнообразия вариантов антероконоидов использованы два метода (Pavlinov, 2011): а) усредненная прокрустовая дистанция, вычисленная на основании попарных дистанций между морфотипами, характеризует общий уровень разнообразия, б) доля дисперсии, приходящаяся на первую относительную деформацию RW1 (= первую главную компоненту), отражает общую структурированность разнообразия. Для количественного анализа и визуализации межвидовых различий по конфигурациям использовали дисперсионный и дискриминантный (без отбора переменных) анализы матрицы значений относительных деформаций (главных компонент), эти анализы проводили в программе STATISTICA (StatSoft Inc, 2014). Матрицы морфогенетических и прокрустовых дистанций количественно (после их векторизации) сравнивали с помощью ранговой корреляции Спирмена (в той же программе).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В рамках традиционного подхода метрика морфотипического пространства задается тремя параметрами: 1) сложностью изгиба лингвальной и 2) лабиальной сторон передней непарной петли и 3) количеством замкнутых углов. Проектируемое таким способом морфопространство будет трехмерным. Однако есть одно обстоятельство, затрудняющее построение морфопространства. На основании исследования разнообразия морфотипов (Поздняков, 1995) было выяснено, что увеличение количества замкнутых углов может осуществляться двумя способами. Во-первых, путем последовательного замыкания выступающих углов на передней непарной петле, начиная с лабиальной стороны. Во-вторых, путем замыкания двух выступающих углов в основании антероко-

нида с образованием ромбовидного поля и его последующего разделения. Каждому роду серых полевок присущ лишь один из этих способов увеличения количества замкнутых углов (Поздняков, 1995), хотя встречаются и единичные случаи нетипичных вариантов. В частности, для полевок рода *Alexandromys* характерен первый способ, тогда как для узкочерепной полевки (*Stenocranius gregalis*) — второй.

Построить пространство морфотипов, в котором были бы учтены оба способа увеличения количества замкнутых углов, можно, но его интерпретация будет осложнена. Поскольку в статье рассматриваются принципиальные моменты традиционного и количественного подходов, то вполне достаточно продемонстрировать возможности качественного подхода на основе последовательного замыкания выступающих углов, причем трехмерную картину достаточно просто перевести в плоскую таблицу.

Основа такой таблицы будет задаваться увеличением количества замкнутых углов передней непарной петли, поскольку в данном случае строго определяется количество столбцов: отсутствие замкнутых углов (класс Н), один замкнутый угол (класс К), два (класс М) и три (класс Т) угла. Количество строк в таблице определено на основании хотя бы одного выделенного члена ряда, и они различаются по сложности изгибов лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли (табл. 2). Соответственно, потенциально возможное количество морфотипов составляет 56, из которых фактически выявлено 30, т.е. морфопространство заполнено на 53.6%.

Количественная оценка морфотипического разнообразия антероконоидов на основе усредненных прокрустовых дистанций дает довольно близкие значения для разных видов, варьирующие в пределах 0.21–0.24 (табл. 1). Наименьшая величина (0.21) получена для *S. gregalis*, наибольшая (0.24) — для *A. oeconomus* и *A. mujanensis*. Это распределение положительно коррелирует с количеством морфотипов, выделенных у исследованных видов (от 11 до 18), что представляется вполне очевидным. Вместе с тем, следует обра-

тить внимание на то, что в совокупной выборке (75 морфотипов) усредненная прокрустовая дистанция не показывает увеличения (равна 0.24).

Доля общей дисперсии, приходящаяся на первую относительную деформацию (RW1), у разных видов составляет от 45 до 65% (табл. 1). Этот показатель наименьший у *A. middendorffii* и наибольший у *S. gregalis*, у других видов он составляет 55–57%, в совокупной выборке 50%. Как видно, наиболее структурированным оказывается морфопространство у вида с наименьшим количеством выделенных морфотипов; но в целом отчетливая связь между структурированностью и количеством морфотипов не выявлена.

Распределение морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2) для каждого вида (рис. 2) показывает четкую и при этом весьма своеобразную структурированность морфопространства, выявляемую методом тонких пластин. У исследованных видов это распределение формирует дугообразную конфигурацию, в пределах которой хиатусы чаще всего неотчетливы; основные различия заключаются в разной степени заполненной центральной части распределения. Соответственно, дугообразная конфигурация наиболее выражена у *A. mujanensis* и *A. mongolicus* (рис. 2A, 2B), менее отчетлива у *S. gregalis* (рис. 2C) наименее выражена у *A. oeconomus* и *A. middendorffii* (рис. 2D, 2E).

Распределение морфотипов в том же пространстве (RW1, RW2) для всей совокупности видов также соответствует дугообразной конфигурации с некоторым хиатусом в одном из ее фрагментов (рис. 3A). Анализ трансформаций вдоль каждой из осей (рис. 3B) показывает, что первая из них (50% объясненной дисперсии) связана в основном с усложнением/упрощением буккальной стороны передней непарной петли, вторая (16% объясненной дисперсии) — с двухсторонним усложнением/упрощением и одновременно вытягиванием/сжатием передней непарной петли. Данное распределение показывает, что в потенциальном морфопространстве остается незаполненной та его часть, которая соответствует умеренно усложненному и максимально вытянутому антерокониду.

Распределение морфотипов для всей совокупности видов в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования (MDS1, MDS2) имеет существенную иную конфигурацию (рис. 3C). В данном случае морфотипы образуют единое почти однородное (с одной несколько обособленной группой) облако, почти равномерно заполняющее все морфопространство.

Несмотря на очевидные различия в общей структуре морфопространств, полученных двумя разными методами геометрической морфометрии, между ними имеется определенное соответ-

Таблица 2. Развертка морфопространства морфотипов m1 четырех видов полевок рода *Alexandromys*

Ряды	Классы замкнутых полей			
	Н	К	М	Т
1	<i>3H4</i>	1K4	<i>1M2</i>	—
2	3H5	1K5	<i>1M3</i>	—
3	3H6	1K6	<i>1M4</i>	—
4	<i>3H7</i>	1K7	<i>1M5</i>	—
5	<i>4H4</i>	2K4	2M2	—
6	4H5	2K5	2M3	—
7	<i>4H6</i>	2K6	2M4	—
8	<i>4H7</i>	2K7	2M5	—
9	<i>5H5</i>	3K5	3M3	<i>1T3</i>
10	<i>5H6</i>	3K6	3M4	1T4
11	<i>5H7</i>	3K7	3M5	<i>1T5</i>
12	<i>6H5</i>	4K5	4M3	<i>2T3</i>
13	<i>6H6</i>	4K6	4M4	2T4
14	<i>6H7</i>	<i>4K7</i>	4M5	<i>2T5</i>
15	<i>7H5</i>	<i>5K5</i>	<i>5M3</i>	3T3
16	<i>7H6</i>	<i>5K6</i>	5M4	<i>3T4</i>

Примечания. Жирным шрифтом обозначены выявленные варианты, курсивом — невыявленные варианты; прочерк означает невозможность варианта.

ствие. Корреляционный анализ показывает, что распределение морфотипов вдоль каждой их первых осей (RW1 и MDS1) имеет почти идентичную структуру: ранговая корреляция между ними составляет 0.97. Их распределения вдоль второй и третьей осей более специфичны, соответствующие корреляции могут быть как низкими (RW2 и MDS2, RW3 и MDS3; корреляция 0.18 и 0.32), так и достаточно высокими (RW3 и MDS2, RW2 и MDS3; корреляция 0.67 и 0.88).

Анализ степени межвидовых различий показывает, что в целом они невелики (табл. 3). Доля объясненной дисперсии, приходящаяся на эти различия в совокупной выборке, составляет 16.8%, при попарных сравнениях эта доля составляет от 2.4 до 26.4%. Наиболее различающимися являются *A. oeconomus* и *A. middendorffii*: доля объясненной дисперсии составляет 26.4%, дистанция Махаланобиса 8.01; в наименьшей степени различаются *S. gregalis*, *A. mujanensis* и *A. mongolicus*: соответствующие показатели составляют 2.4–4.62% и 1.16–2.38. В целом, среди исследованных видов по характеристикам конфигурации антероконида наиболее специфичны *A. oeconomus* и *A. middendorffii*: соответствующие показатели составляют 13.6–15.9% и 4.98–5.99; для *A. mujanensis*, *S. gregalis* и *A. mongolicus* показатели составляют 4.9–7.6% и 2.69–3.69. Эти количественные результаты подтверждают визуальным анализом

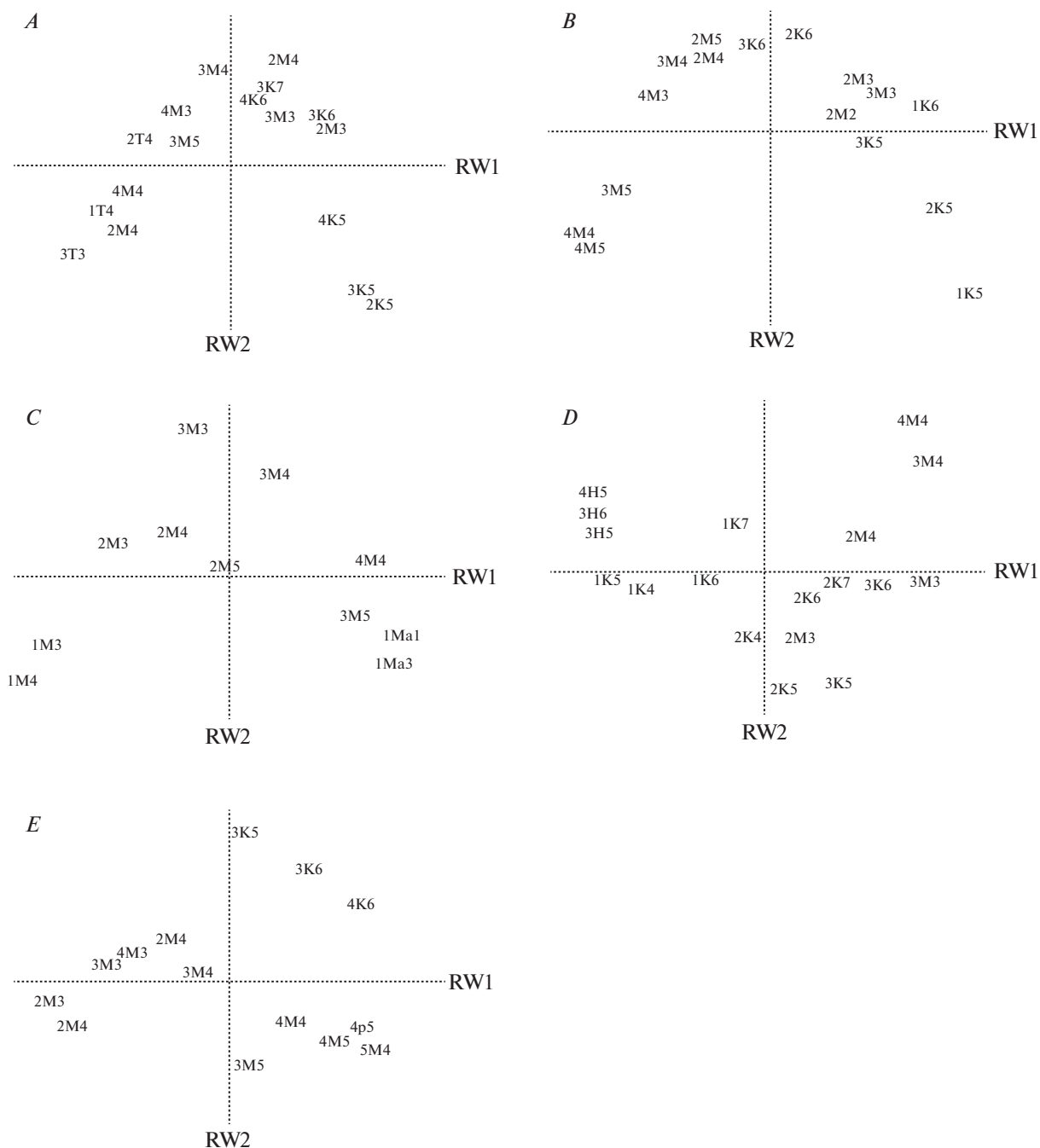


Рис. 2. Распределение морфотипов антерокоидов в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2) у исследованных видов серых полевков: *A* – *A. mujanensis*, *B* – *A. mongolicus*, *C* – *S. gregalis*, *D* – *A. oeconomus*, *E* – *A. middendorffii*. Обозначения морфотипов как на рис. 1.

распределение видов в пространстве первых двух канонических переменных (рис. 3D), выделенных по результатам дискриминантного анализа: они формируют единое облако в центральной части распределения, за его границы частично выходят фрагменты распределений для *A. oeconomus* и *A. middendorffii*.

Количественная оценка сходства между матрицами морфогенетических и прокрустовых ди-

станций между морфотипами, вычисленными для каждого из видов, показывает, что коэффициенты корреляции изменяются от 0.56 (*A. mujanensis*) до 0.73 (*A. middendorffii*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего отметим, что достаточно высокие коэффициенты корреляции между матрицами

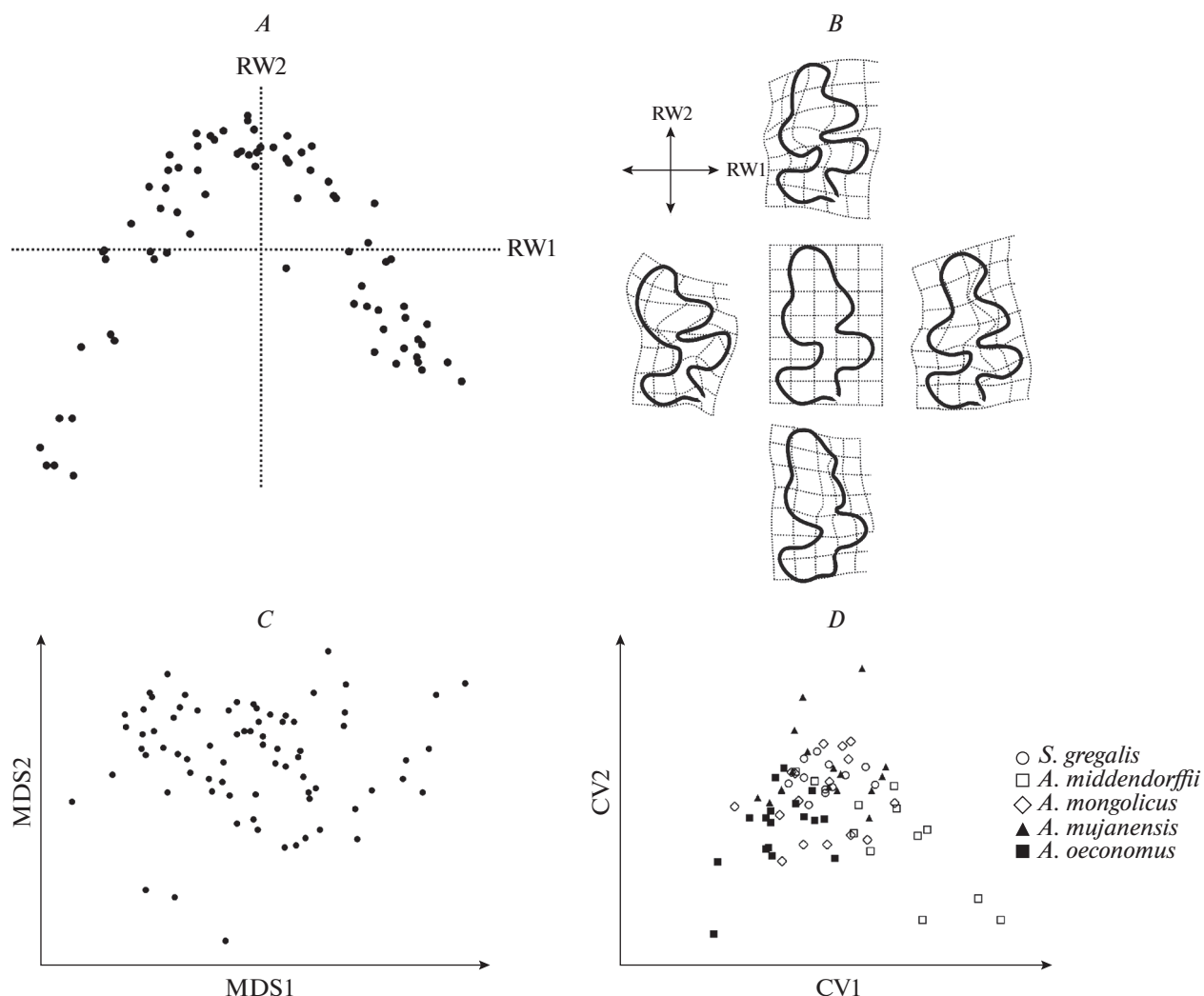


Рис. 3. Распределения морфотипов антероконидов у всех изученных видов серых полевков: *A* – распределение в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2), *B* – изменения конфигурации антероконидов серых полевков вдоль каждой из относительных деформаций, *C* – распределение в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования (MDS1, MDS2), *D* – распределение в пространстве первых двух канонических переменных (CV1, CV2).

морфогенетических и прокрустовых дистанций указывают на значительное сходство результатов описания разнообразия конфигураций антероконидов исследованных видов полевков на основе качественного (морфотипического) и количественного (методами геометрической морфометрии) методов. Это позволяет говорить о том, что в структуре этого разнообразия есть как некая базовая основа, одинаково выявляемая разными методами, так и определенные детали, которые по-разному выявляются различными методами. Этот общий вывод подтверждается сопоставлением результатов применения двух ординатных методов (метод тонких пластин и многомерное шкалирование) в случае геометрической морфометрии. Таким образом, разные методы описания структуры разнообразия конфигураций антеро-

конидов следует рассматривать не как альтернативные, а как взаимно дополнительные.

Среди результатов анализа методами геометрической морфометрии наиболее впечатляющим, пожалуй, является характер заполнения морфопространства, выявляемый методом тонких пластин. В общем случае считается, что дугообразная конфигурация распределения объектов в пространстве главных компонент в случае стандартных линейных переменных является следствием нелинейного характера связей между последними (Jolliffe, 2002). Однако в нашем случае содержательная интерпретация такого распределения может быть иной, если принять во внимание, что само морфопространство конструируется с помощью указанного метода как *потенциальное*: его оси (относительные деформации) формируются

Таблица 3. Попарные различия между видами полевок родов *Stenocranius* и *Alexandromys* по конфигурации антеронокида m1 по результатам дискриминантного и дисперсионного анализа

Вид	<i>S. gregalis</i>	<i>A. middendorffii</i>	<i>A. mongolicus</i>	<i>A. mujanensis</i>	<i>A. oeconomus</i>	Среднее значение для вида	
						Дистанция Махаланобиса	Доля объясненной дисперсии, %
<i>S. gregalis</i>		9.71	3.85	2.39	14.60	3.49	7.63
<i>A. middendorffii</i>	5.55		13.14	5.24	26.45	5.99	13.63
<i>A. mongolicus</i>	1.16	4.57		4.62	7.30	2.69	7.22
<i>A. mujanensis</i>	2.38	5.84	2.25		15.14	3.69	4.88
<i>A. oeconomus</i>	4.90	8.01	2.77	4.29		4.98	15.87

Примечания. Дистанция Махаланобиса — ниже диагонали; доля объясненной дисперсии — выше диагонали.

совокупностью всех возможных трансформаций усредненной (консенсусной) конфигурации (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004). При “вписывании” реальных морфотипов в это “пространство логических возможностей” (как его понимает Заварзин, 1974) выясняется, что какие-то его области соответствуют тем “возможностям”, которые по тем или иным причинам не реализуются. Причины этого могут быть разными — важно, что такого рода результаты дают основание для их обсуждения, при этом следует исходить из конкретного анализа “пустых областей” в потенциальном морфопространстве.

В нашем случае нереализованными оказываются возможные морфотипы с неглубокими входящими углами, за исключением первого лабиального угла (рис. 3А; нижняя центральная часть распределения). Нереализованность таких вариантов можно объяснить с функциональных позиций. Серые полевки питаются преимущественно вегетативными частями растений, которые им приходится хорошо перетирать. При этом верхний и нижний зубные ряды движутся в продольном направлении относительно друг друга. Основная нагрузка при перетирании пищи приходится на поперечные эмалевые участки. На реконструированных вариантах антеронокида (рис. 3А; нижняя центральная часть распределения) количество таких поперечных участков сокращается, соответственно, падает эффективность перетирания корма.

С этой точки зрения примечательна структура морфопространства, которая выявляется многомерным шкалированием. Причина ее отличия от только что охарактеризованной, как представляется, объясняется тем, что это морфопространство конструируется (опять-таки, по методическим причинам, см. Pavlinov, 2011) как реализованное. Следовательно, анализ структуры последнего показывает вероятное отсутствие еще каких-либо ограничений на проявления разнообразия анте-

роконидов, которые не связаны со способами заполнения потенциального морфопространства.

Морфопространство, построенное качественным методом, — трехмерное, а в табл. 2 дана его развертка на плоскость. У изученных видов полевок рода *Alexandromys* морфотипы с антеронокидом, не разделенным на замкнутые треугольники (класс Н), т.е. морфотипы, которые можно сопоставить с нереализованными морфотипами, реконструированными методом геометрической морфометрии, встречаются с небольшой частотой, и среди них выделено лишь три варианта. Такие морфотипы преобладают по частоте у памирской полевки (*Microtus juldaschi*), причем наибольшая доля у морфотипа 5Н5, а наиболее сложные морфотипы — 5Н6 и 6Н5 (Поздняков, 2007). Таким образом, основная часть морфотипов этого класса, особенно наиболее сложных (табл. 2), остается вообще нереализованной.

Для четырех изученных видов рода *Alexandromys* в наибольшем количестве представлены морфотипы с четырьмя (класс К) и пятью (класс М) замкнутыми треугольниками. Морфотипы с шестью замкнутыми треугольниками (класс Т) могут быть получены лишь в половине рядов с более сложными изгибами лабиальной и лингвальной сторон. Из морфотипов этого класса тоже выделено лишь три варианта (табл. 2).

Спектр реализованных морфотипов каждого вида представляет собой часть общего спектра, соответственно, при качественном подходе этот спектр есть “вырез” из общего морфотипического пространства, имеющий трехмерную структуру (рис. 4).

Вскрытая методами геометрической морфометрии значимость лабиальной стороны антеронокида m1 в путях усложнения морфотипов подтверждается и другими данными: в частности, корреляционный анализ демонстрирует, что она образует отдельный модуль в пределах жевательной поверхности m1 (Ковалева и др., 2021). Воз-

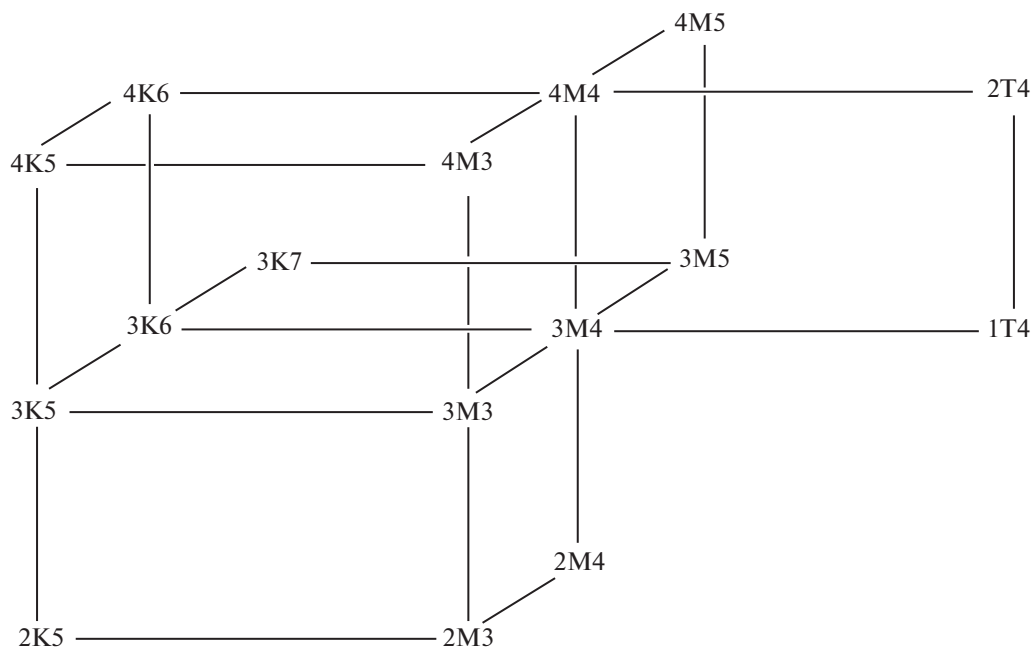


Рис. 4. Распределение морфотипов *A. tuijanensis* в морфопространстве, построенном традиционным способом.

можно, обособленность лабиальной стороны связана с какими-то морфогенетическими особенностями призматической конструкции зубов, поскольку для М3 скальных полевок показано, что видовая специфика проявляется в изменчивости числа выступающих зубцов на лингвальной стороне задней непарной петли и в количестве замкнутых полей (Поздняков, 2022), т.е. изменчивость лабиальной стороны, в отличие от изменчивости числа выступающих зубцов на лингвальной стороне и изменчивости числа замкнутых полей, не связана с видовой спецификой.

Предшествующие исследования (Voyta et al., 2013; Войта и др., 2019) показали, что с использованием методов геометрической морфометрии невозможно однозначно установить видовую принадлежность конкретных моляров m1. Оценка межвидовых различий по всему спектру морфотипов с помощью дискриминантного анализа подтверждает это пессимистическое заключение. Таким образом, дискриминацию видов серых полевок в палеонтологических исследованиях на основе анализа антероконида m1 нельзя считать надежной.

В настоящем сообщении едва ли имеет смысл обсуждать в деталях полученные нами количественные оценки степени и отчасти структуры разнообразия строения антероконида у серых полевок, а также количественные оценки различий между видами. Причина в том, что эти оценки получены на основе анализа достаточно “огрубленных” изображений переднего отдела m1 и вряд ли отражают те детали, которые присущи реальному

разнообразию, для выявления которого нужно исследование конкретных экземпляров в достаточно объемных выборках. Вместе с тем, важно подчеркнуть показанную нами особенность количественного анализа, которая выгодно отличается от традиционного качественного, — саму возможность получения такого рода оценок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что качественный и количественный подходы к анализу разнообразия морфотипов антероконида m1 у серых полевок дают в целом достаточно сходные результаты. Основные различия между этими результатами связаны с тем, что эти подходы обладают разными разрешающими возможностями в силу специфики выделения и сравнения морфотипов.

Качественный подход позволяет в разнообразии очертаний антероконида выделить квазидискретные морфотипы, количество которых будет счетным. Морфопространство конструируется как трехмерный объект, и по его реализованной части легко устанавливается потенциальный объем.

Количественный подход позволяет исследовать разные аспекты этого разнообразия на основе разных методов, включая наглядную демонстрацию разницы между структурой потенциального и реализованного морфопространств, количественные оценки степени внутри- и межвидовых различий.

По-видимому, рассмотренные подходы являются не взаимоисключающими, а взаимодопол-

нительными: каждый из них предназначен для решения специфических задач изучения структуры морфологического разнообразия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны А.Г. Васильеву за замечания, позволившие улучшить текст.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Качественный анализ морфотипов осуществлен при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2021–2025 гг., проект FWGS-2021-0002 (ААП). Количественный анализ морфотипов осуществлен в рамках Государственной темы 121032300105-0, выполняемой Научно-исследовательским зоологическим музеем МГУ им. М.В. Ломоносова (ИЯП).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 104–118.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной меронимии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 511 с.
- 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 позднелайстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 323. № 3. С. 313–346.
- Заварзин Г.А., 1974. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука. 143 с.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М., 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоологический журнал. Т. 81. № 1. С. 111–117.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М., 2021. Флуктуирующая асимметрия и морфогенетические корреляции рисунков жевательной поверхности М1 серых полевок (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 434–448.
- Лисовский А.А., Кадетова А.А., Оболенская Е.В., 2018. Морфологическое определение видов восточно-азиатских серых полевок *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 101–113.
- Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 48–57.
- Малеева А.Г., Елькин Ю.А., 1986. Водяная полевка среднего и позднего плейстоцена в местонахождениях Зауралья и систематические взаимоотношения среднелайстоценовых, позднелайстоценовых и современных форм рода *Arvicola* (Rodentia, Microtinae) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 156. С. 59–97.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М.–Л.: Изд-во АН СССР. 706 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., 2000. Дополнительные материалы по использованию геометрической морфометрии при анализе изменчивости коренных зубов у полевок (род *Alticola*, Rodentia, Mammalia) // Зоологический журнал. Т. 79. № 1. С. 104–107.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Поздняков А.А., 1995. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus s. lato*, Rodentia) // Журнал общей биологии. Т. 56. № 2. С. 172–178.
- Поздняков А.А., 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 416–424.
- Поздняков А.А., 2011. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журнал общей биологии. Т. 72. № 2. С. 127–139.
- Поздняков А.А., 2022. Применение модели эпигенетического ландшафта для изучения структуры морфотипической изменчивости (на примере М3 скальных полевок (*Alticola*, Rodentia, Arvicolinae)) // Зоологический журнал. Т. 101. № 2. С. 202–212.
- Токмергенов Т.З., 1992. Анализ внутривидового полиморфизма рисунка жевательной поверхности моляров М³ и М₁ серебристой полевки // Зоологический журнал. Т. 71. № 8. С. 104–123.
- Bookstein F.L., 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 198 p.
- Dokuchaev N.E., 2014. Far-Eastern grey voles (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) from Bolshoi Shantar Island // Russian J. Theriol. V. 13. № 2. P. 65–70.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.D., 2001. PAST. PAleontological STatistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.

- Jolliffe I.T., 2002. Principal Component Analysis, 2nd ed. New York: Springer. 487 p.
- Kryštufek B., Shenbrot G.I., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Maribor: University Press. 436 p.
- Markova E., Malygin V., Montuire S., Nadachowski A., Quéré J.-P., Ochman K., 2010. Dental variation in sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia): between-species comparisons and geography of morphotype dental patterns // J. Mammal. Evol. V. 17. P. 121–139.
- Markova E.A., Smirnov N.G., Kourova T.P., Kropacheva Y.E., 2013. Ontogenetic variation in occlusal shape of ever-growing molars in voles: An intravital study in *Microtus gregalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Mamm. Biol. V. 78. P. 251–257.
- McGhee G.R., 1999. Theoretical morphology: the concept and its application. New York: Columbia Univ. Press. 378 p.
- Nadachowski A., 1991. Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters // Acta theriol. V. 36. P. 1–45.
- Navarro N., Montuire S., Laffont R., Steimetz E., Onofrei C., Royer A., 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes // Quaternary. V. 1, 0020; <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) // Rus. 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).
- Rossolimo O.L., Pavlinov I.Ja., 1992. Species and subspecies of *Alticola* s. str. (Rodentia: Arvicolidae) // Prague Studies in Mammalogy. P. 149–176.
- 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.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W., 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Academic Press. 443 p.

DIVERSITY OF STRUCTURAL VARIANTS OF THE m1 ANTEROKONID IN THE VOLE GENERA *STENOCRANIUS* AND *ALEXANDROMYS* (ARVICOLINI, RODENTIA): QUALITATIVE AND QUANTITATIVE APPROACHES

A. A. Pozdnyakov^{1, *}, I. Ya. Pavlinov²

¹Institute for the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

²Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

*e-mail: pozdnyakov61@gmail.com

75 images of anteroconid morphotypes for five vole species were studied using traditional and GM methods: *Stenocranius gregalis*, *Alexandromys middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. mujanensis*, and *A. oeconomicus*. The morphotypical space is three-dimensional within the framework of the traditional approach, the axes being formed by (1) the complexity of the curve of the lingual and (2) labial sides of the anterior loop, and (3) the number of closed triangles. The total number of morphotypes for four species of *Alexandromys* is 56, 30 of them having been actualized (the degree of completeness of the morphospace is 53.6%). The thin plate and Procrustean distance analysis were used in the quantitative approach. The distribution of morphotypes in the space of the first two relative deformations, both for individual species and for their complex, corresponds to an arcuate configuration, the first of which is mainly associated with the complication/simplification of the buccal side of the anteroconid, while the second with the bilateral complication/simplification and simultaneous extension/compression of the anteroconid. The part of the potential morphospace that corresponds to a moderately complicated and maximally elongated anteroconid remains unoccupied. The distribution of morphotypes for the complex of species in the space of the first two axes of multidimensional scaling forms a single and almost homogeneous cloud that almost evenly fills the total morphospace. The correlation coefficients between the matrices of morphogenetic and Procrustean distances between morphotypes calculated for each of the species vary from 0.56 to 0.73.

Keywords: morphological disparity, geometric morphometrics, gray voles, m1 anteroconids, morphotypes