

Сопряженная изменчивость показателей морфогенетической устойчивости в популяциях полевки-экономки с экогеографическими факторами среды

В. М. ЕФИМОВ¹⁻⁴, В. Ю. КОВАЛЕВА¹, А. А. ПОЗДНЯКОВ¹, Ю. Н. ЛИТВИНОВ¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: v_kov_65@mail.ru

²Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36

³Институт цитологии и генетики СО РАН
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10

⁴Новосибирский государственный университет
630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2

Статья поступила 17.02.2023

После доработки 18.05.2023

Принята к печати 11.05.2023

АННОТАЦИЯ

С морфогенетических позиций проанализирована билатеральная асимметрия морфотипов m1 полевки-экономки *Alexandromys oeconotus* Pallas, 1776 из разных частей ареала. В работе использован материал из коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск. Всего исследовано 2314 пар морфотипов m1 на левой и правой ветвях нижней челюсти полевок. Выявлено 17 различных морфотипов и 70 их различных сочетаний, из них 13 – симметричных, 57 – асимметричных. Данные по билатеральной асимметрии морфотипов для каждой выборки представлены в виде квадратных таблиц сопряженности. На основании этих таблиц вычислены информационно-энтропийные параметры выборок, в соответствии которым поставлены экогеографические факторы среды обитания. Обе матрицы после стандартизации обработаны 2B–PLS-методом. Результат показал наличие двух значимых направлений сопряженной изменчивости информационно-энтропийных параметров выборок и экогеографических факторов среды. Первое направление – широтное, связано с уменьшением у северных (таймырских) выборок полевки-экономки шенноновской энтропии и флуктуирующей асимметрии. В совокупности это свидетельствует о высокой степени морфогенетической устойчивости исследованных северных выборок по сравнению с южными. Второе – долготное направление – высоко коррелирует с увеличением высоты над уровнем моря в направлении “запад – восток” и сопровождается уменьшением значений коэффициента Коэна, шенноновской информации и увеличением флуктуирующей асимметрии. Это свидетельствует о более низкой степени морфогенетической устойчивости восточных выборок по сравнению с западными. Используемый нами подход дополняет классическую концепцию “эпигенетического ландшафта” возможностью учитывать влияние среды, что представляется важным при практическом использовании показателей асимметрии для оценки “здоровья среды”, в особенности при определении естественного природного фона для популяций “экологической периферии” ареала.

Ключевые слова: морфотипы m1, таблица сопряженности, билатеральная асимметрия, энтропия, каппа Коэна, факторы среды, 2B–PLS-анализ.

© Ефимов В. М., Ковалева В. Ю., Поздняков А. А., Литвинов Ю. Н., 2023

ВВЕДЕНИЕ

При морфогенетическом подходе к исследованию устойчивости развития традиционно используется понятие “онтогенетический шум”, который интерпретируется как нестабильность развития [Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Klingenberg, 2003; Zakharov et al., 2020]. Флуктуирующая асимметрия морфологической структуры, с этой точки зрения, является результатом “шумовых эффектов” развития этой структуры. В противоположность этому способность системы “поглощать” нарушения развития, не вызывая при этом морфологической реакции, характеризует стабильность или буферную способность системы. Эти свойства развивающейся системы (индивидуального онтогенеза) легли в основу концепции “эпигенетического ландшафта” [Waddington, 1953], определяющего пространство возможных онтогенетических траекторий, включая нормальный путь развития (креод) и его аберрации.

Изучение “эпигенетического ландшафта” на популяционном уровне возможно путем анализа билатеральных композиций морфологических структур [Васильев, 2005, 2009]. При этом популяции в разных частях ареала, в силу уникальности их исторического взаимодействия с локальными экологическими факторами, будут формировать уникальный “эпигенетический ландшафт” [Васильев, Васильева, 2009]. При таком подходе реализация билатерального признака определена внутренними закономерностями морфогенеза и существуют морфогенетические пути переходов с одной его траектории на другую в ходе развития. Это дает возможность по частотам парных сочетаний значений таких признаков слева и справа судить о сходстве их морфогенетических траекторий и, косвенно, о структуре “эпигенетического ландшафта” популяции [Васильев, 2005]. Использование такого подхода на практике позволило построить естественную систему билатеральных композиций фенотипов овального и круглого отверстий черепа прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin) [Васильев, 1996] и естественные системы морфотипов коренных зубов серых *Microtus s. l.* [Поздняков, 2011] и скальных *Alticola s. str.* полевок [Поздняков, 2022].

Построение графических схем на основании частот парных сочетаний финальных со-

стояний билатеральных признаков позволяет “визуализировать” поперечный срез “эпигенетического ландшафта” популяции [Поздняков, 2022], однако при этом вне поля зрения остается влияние внешних факторов на процесс развития, вызывающих изменение частот парных сочетаний признаков. Возможность количественно описать поперечный срез “эпигенетического ландшафта” предоставляет таблица сопряженности [Pearson, Heron, 1913; Cohen, 1960; Кульбак, 1967; Agresti, 2007]. В частности, при работе с морфотипами коренных зубов полевок в качестве категориальных признаков в таблице сопряженности выступают наборы морфотипов с левой и с правой стороны челюсти, а в качестве значений – частоты их совместной встречаемости [Ковалева и др., 2002, 2021]. К представленным таким образом данным можно применять различные методы одномерного и многомерного статистического анализа. Например, вычислять различные информационно-энтропийные индексы [Кульбак, 1967], что позволяет интерпретировать билатеральную асимметрию в терминах биоразнообразия на морфологическом уровне. Несмотря на незатухающий интерес в мире к исследованиям по билатеральной, особенно флуктуирующей, асимметрии и способам оценки экологического стресса [Graham, 2021], использование таблиц сопряженности морфотипов и методов работы с ними для анализа асимметрии предложила и развивает только наша исследовательская группа [Ковалева и др., 2002, 2021; Kovaleva et al., 2013].

Цель настоящей статьи заключается в выявлении ковариации информационно-энтропийных показателей билатеральной асимметрии морфотипов m_1 , вычисленных на основании таблиц сопряженности в популяциях полевок-экономки из разных частей ареала, и экографических факторов среды обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы по морфотипической изменчивости коренных зубов m_1 в популяциях полевки-экономки *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776 (табл. 1) из коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск [Поздняков, Литвинов, 1994; Литвинов, 2001; Поздняков, 2004].

Т а б л и ц а 1
Характеристики выборок полевки-экономки

Место отлова	№ выборки	Годы	N
Алтай, Турочакский р-н, оз.Телецкое, окр. пос. Артыбаш	1	1970, 1973, 1974	36
	2	1981, 1982	74
	3	1983–1988	102
	4	1989	152
	5	1990	112
	6	1991	90
	7	1992	66
	8	1994, 1995	82
Алтай, Шебалинский р-н, хр. Иолго, окр. пос. Каракол	9	1974	242
Алтай, Шебалинский р-н, окр. с. Мухор-Черга	10	1979–1982, 1984	108
	11	1987	54
	12	1991	37
Новосибирская обл., Каргатский р-н, окр. с. Ровенское	13	1978–1981	77
	14	1984	42
	15	1985–1987	145
оз. Байкал, Чивыркуйские острова	16	1978	200
Северный Байкал, бухта Догарская	17	1975	100
Северный Байкал, бухта р. Тьи	18	1975	50
Читинская обл., Сохондинский заповедник	19	1980	52
	20	1981	88
Таймыр, Норильск, окр. пос. Валек	21	1976	225
Таймыр, Норильск, ур.Турмакит, окр. пос. Снежногорск	22	1979	89
Таймыр, Норильск, оз. Хантайское	23	1980	91

П р и м е ч а н и е. N – размер выборки. Малочисленные годовые выборки объединяли в одну за ряд последовательных лет.

В качестве экогеографических факторов использованы географические координаты точек отлова, высота над уровнем моря, а также 16 климатических показателей (усредненных за 30 предыдущих лет) из таблиц, опубликованных для исследуемых территорий и соответствующих годам отловов [Строительная климатология и геофизика, 1983].

Морфотипы коренных зубов полевок являются удобными признаками при исследовании флуктуирующей асимметрии, поскольку описывают только форму жевательной поверхности моляров, в связи с этим отсутствует ошибка измерения. Кроме того, они обладают широким спектром изменчивости, и доля особей с асимметричными парами морфотипов в разных географических популяциях одного

вида и у разных видов полевок часто бывает довольно заметной, что решает проблему объема выборки [Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; Поздняков, 2004]. Морфотипы выделяли согласно методике [Поздняков, 1993]. Выявлено 17 различных морфотипов (рис. 1) и 70 их различных сочетаний, из них 13 симметричных и 57 – асимметричных.

Всего исследовано 2314 пар рисунков жевательной поверхности m1 на левой и правой ветвях нижней челюсти полевок. Симметричные пары морфотипов m1 встречаются значительно чаще, чем асимметричные. Общая по всем популяциям доля симметричных пар составила 71,95 %, асимметричных – 28,05 %.

Для каждой выборки абсолютная и относительная частоты (число и доля) совместной

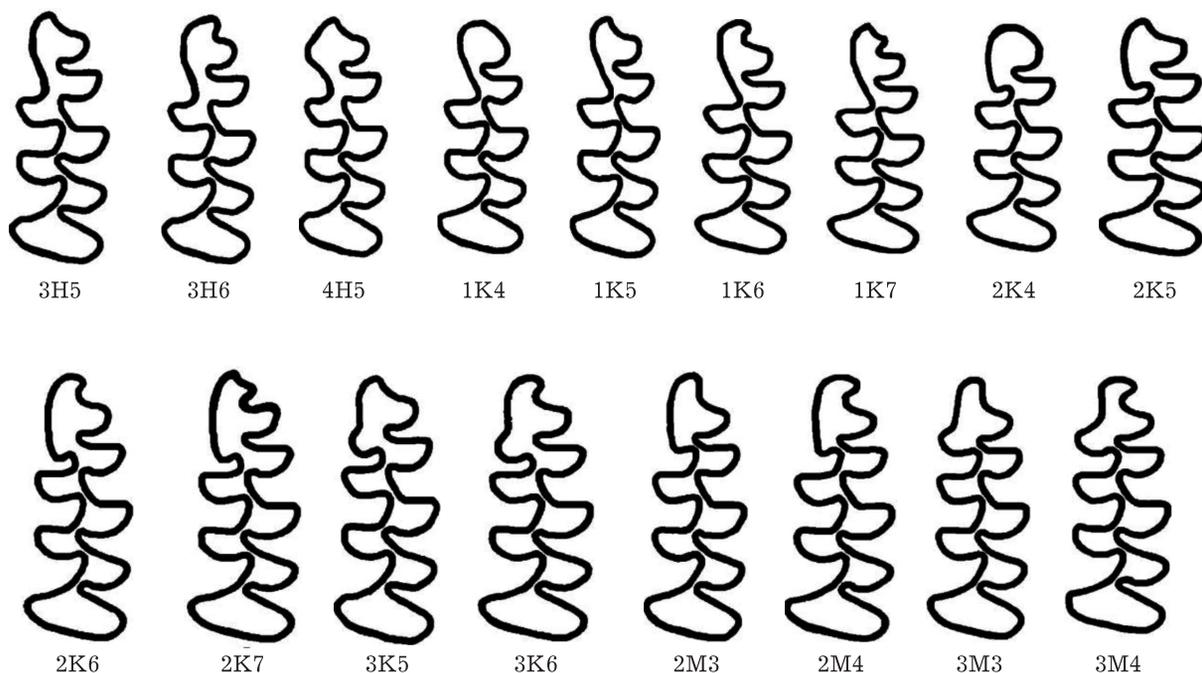


Рис. 1. Разнообразие морфотипов m1 полевки-экономки с обозначением морфотипического класса

встречаемости вариантов морфотипов m1 с правой и левой стороны челюсти у одних и тех же особей представлены в виде квадратных таблиц сопряженности, в которых ключами строк являются идентификаторы левых морфотипов, ключами столбцов – правых. В качестве примера представлена

таблица сопряженности для выборки № 11 (Таймыр, Норильск, окр. пос. Валек, 1976) (табл. 2).

В каждой таблице сопряженности сумма относительных частот равна единице. Число различных морфотипов (Nm) – это число строк в таблице сопряженности, число

Т а б л и ц а 2
Таблица сопряженности морфотипов m1 с левой (L) и правой (R) сторон челюсти, выборка № 11

№ 11	1К4	1К5	1К6	2К4	2К5	2К6	2М3	2М4	3К5	3К6	3М3	4Н5	L
1К4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1К5	0	50	0	0	24	1	0	0	1	0	0	0	76
1К6	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
2К4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2К5	0	9	0	0	99	3	3	0	1	0	1	0	116
2К6	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0	0	7
2М3	0	1	0	0	2	0	4	0	0	0	0	0	7
2М4	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	3
3К5	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	4
3К6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
3М3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	3
4Н5	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
R	4	62	2	1	128	11	7	1	6	1	2	0	225

различных парных сочетаний морфотипов ($N2m$) – это число ненулевых ячеек в таблице. Для каждой выборки по таблице сопряженности вычислены ее информационно-энтропийные параметры [Кульбак, 1967; Agresti, 2007]. Обозначения и формулы приведены в табл. 3.

Основным показателем симметрии при анализе реальных биологических данных явля-

ется доля симметричного проявления признака ($pSym$) – сумма относительных частот по диагонали таблицы сопряженности. Обратный показатель – флуктуирующая асимметрия (FA) – это, соответственно, сумма недиагональных относительных частот таблицы сопряженности. При работе с таблицами сопряженности нулевой является гипотеза независимости встречаемости категорий

Т а б л и ц а 3
Обозначения и формулы

i – номер левого морфотипа в таблице сопряженности; j – номер правого морфотипа	
x_{ij} – совместная встречаемость i -го левого морфотипа и j -го правого морфотипа	
x_{i^*} – частота появления i -го морфотипа слева	$x_{i^*} = \sum_j x_{ij}$
x_{*j} – частота появления j -го морфотипа справа	$x_{*j} = \sum_i x_{ij}$
N – число пар морфотипов (экз.)	$N = \sum_i \sum_j x_{ij} = \sum_i x_{i^*} = \sum_j x_{*j}$
Nm – число различных морфотипов	
$N2m$ – число различных парных сочетаний морфотипов	
$pSym$ – доля симметричных пар морфотипов	$pSym = \sum_i x_{ii} / N$
FA – флуктуирующая асимметрия	$FA = 1 - pSym$
$ThSym$ – теоретическая доля симметричных пар при условии независимости появления морфотипов слева и справа	$ThSym = \sum_i x_{i^*} x_{*i} / N^2$
κ – каппа Коэна	$\kappa = \frac{pSym - ThSym}{1 - ThSym} = \frac{\sum_i x_{ii} - \sum_i x_{i^*} x_{*i} / N}{N - \sum_i x_{i^*} x_{*i} / N} = \frac{N \sum_i x_{ii} - \sum_i x_{i^*} x_{*i}}{N^2 - \sum_i x_{i^*} x_{*i}}$
H – энтропия Шеннона таблицы сопряженности	$H = -\sum_i \sum_j \left(\frac{x_{ij}}{N} \right) \ln \left(\frac{x_{ij}}{N} \right) = \ln(N) - \frac{1}{N} \sum_i \sum_j x_{ij} \ln(x_{ij})$
H_{left} – энтропия Шеннона частот появления морфотипов слева	$H_{left} = -\sum_i \left(\frac{x_{i^*}}{N} \right) \ln \left(\frac{x_{i^*}}{N} \right) = \ln(N) - \frac{1}{N} \sum_i x_{i^*} \ln(x_{i^*})$
H_{right} – энтропия Шеннона частот появления морфотипов справа	$H_{right} = -\sum_j \left(\frac{x_{*j}}{N} \right) \ln \left(\frac{x_{*j}}{N} \right) = \ln(N) - \frac{1}{N} \sum_j x_{*j} \ln(x_{*j})$
ThH – теоретическая энтропия при условии независимости появления морфотипов слева и справа	$ThH = -\sum_i \sum_j \left(\frac{x_{i^*} x_{*j}}{N^2} \right) \ln \left(\frac{x_{i^*} x_{*j}}{N^2} \right) = H_{left} + H_{right}$
Inf – информация (мера связи совместной встречаемости морфотипов слева и справа)	$Inf = ThH - H = H_{left} + H_{right} - H$

признаков по строке и столбцу – $ThSym$ (см. табл. 3). В нашем случае категориями являются морфотипы. При выполнении нулевой гипотезы адекватный показатель симметрии должен равняться нулю. Однако используемый в настоящее время показатель $pSym$ при независимости сторон равен $ThSym$. Для исправления этой ситуации был разработан нормализованный показатель – коэффициент Коэна [Cohen, 1960].

Коэффициент Коэна (κ) (каппа, греч.) измеряет степень проявления “диагонального эффекта” в таблице сопряженности [Кульбак, 1967; Agresti, 2007]. Сначала определяются теоретические частоты по диагонали (в предположении независимости появления морфотипов слева и справа) через перемножение суммарных частот по строке (x_{i*}) и столбцу (x_{*i}), деленное на общее число пар морфотипов (N). Вычисляются суммы эмпирических и теоретических частот по диагонали таблицы сопряженности. Максимально возможная сумма эмпирических частот по диагонали равна N (все пары морфотипов симметричны). Отношение разности сумм эмпирических и теоретических частот к максимально возможной разности и является коэффициентом Коэна. Если коэффициент Коэна равен 1, это означает абсолютную симметрию – полное отсутствие асимметричных пар морфотипов. Если коэффициент Коэна равен 0, это означает совпадение эмпирических диагональных частот с теоретическими, отсутствие “диагонального эффекта” и (при отсутствии антисимметрии) максимальное проявление флуктуирующей асимметрии.

Таким образом, флуктуирующая асимметрия и коэффициент Коэна по смыслу противоположны друг к другу. Теоретически возможны и отрицательные значения коэффициента Коэна, свидетельствующие о наличии антисимметрии в системе. Однако на морфотипах зубов полевок такого феномена мы никогда не встречали.

Для выявления сопряженной изменчивости между информационно-энтропийными показателями выборок полевки-экономки и экогеографическими параметрами среды обитания применен 2B-PLS-анализ. 2B-PLS-анализ – относительно новый для биологии статистический метод, позволяющий сравнивать один и тот же набор объектов по двум разным со-

вокупностям признаков и находить в обеих совокупностях пары линейных комбинаций, максимально коварирующей друг с другом [Wold et al., 1984, 2021; Rohlf, Corti, 2000]. Ранее [Ковалева и др., 2012] мы предложили называть такие пары линейных комбинаций бикомпонентами, а сам 2B-PLS-анализ в русском переводе – бикомпонентным. На первом этапе обработки для каждой таблицы сопряженности левых и правых морфотипов, наряду с Nm и $N2m$, получен набор информационно-энтропийных параметров, характеризующих различные аспекты билатеральной асимметрии выборок (табл. 4). Далее сводные таблицы информационно-энтропийных параметров и экогеографических факторов стандартизированы (центрированы и нормированы) и обработаны 2B-PLS-методом. Расчеты проводились с использованием статистических пакетов PAST [Hammer et al., 2001] и Jacobi4 [Polunin et al., 2019].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результат обработки показал наличие двух значимых направлений сопряженной изменчивости исследуемых выборок и соответствующих им факторов среды (первая пара бикомпонент – 56,6 % ковариации, $r = 0,560$, $p = 0,0055$ и вторая пара – 42,0 % ковариации, $r = 0,589$, $p = 0,0031$). В объединенном признаковом пространстве (пространство PLS1-осей) первое направление сопряженной изменчивости образует диагональ (рис. 2).

При этом максимально далеко друг от друга на этой диагонали находятся выборки Алтая (1–8) и Таймыра (21–23). Очевидно, что это направление “север – юг”. Во втором направлении сопряженной изменчивости (пространство PLS2-осей) выборки расположились менее упорядоченно, поэтому интерпретировать его так же однозначно, как первое, мы не можем (рис. 3). Однако отметим, что правый верхний угол графика занимают выборки из Читинской обл., хр. Сохондо (19, 20), а нижний – Таймырские выборки (21–23).

Для того чтобы статистически достоверно интерпретировать выявленные направления сопряженной изменчивости, мы провели корреляционный анализ полученных двух пар PLS-бикомпонент с исходными призна-

Информационно-энтропийные параметры выборок, рассчитанные на основании таблиц сопряженности частот морфотипов m1 на левой и правой ветвях нижней челюсти полевок-экономок

№ выборки	Nm	$N2m$	$pSym$	FA	$ThSym$	$Kappa$	H_{left}	H_{right}	ThH	H	Inf
1	6	11	0,722	0,278	0,334	0,583	1,295	1,275	2,570	1,877	0,693
2	6	13	0,676	0,324	0,403	0,456	1,107	1,238	2,346	1,863	0,483
3	9	18	0,667	0,333	0,359	0,48	1,169	1,320	2,489	2,006	0,483
4	10	21	0,717	0,283	0,332	0,577	1,248	1,390	2,638	2,031	0,607
5	7	16	0,777	0,223	0,331	0,667	1,231	1,366	2,597	1,920	0,677
6	7	15	0,711	0,289	0,369	0,542	1,09	1,251	2,341	1,891	0,45
7	7	14	0,621	0,379	0,376	0,393	1,048	1,274	2,322	1,95	0,372
8	10	18	0,720	0,280	0,333	0,580	1,365	1,360	2,724	2,063	0,661
9	12	27	0,731	0,269	0,340	0,593	1,267	1,400	2,667	2,060	0,607
10	9	17	0,694	0,306	0,432	0,462	1,185	0,955	2,140	1,796	0,344
11	6	12	0,704	0,296	0,354	0,541	1,229	1,160	2,388	1,873	0,515
12	6	10	0,649	0,351	0,405	0,409	1,117	1,060	2,177	1,735	0,442
13	7	17	0,688	0,312	0,366	0,508	1,210	1,259	2,469	1,969	0,500
14	6	8	0,810	0,190	0,467	0,643	0,909	0,942	1,851	1,327	0,524
15	10	21	0,766	0,234	0,388	0,617	1,235	1,187	2,422	1,779	0,643
16	7	21	0,710	0,290	0,436	0,486	1,018	1,148	2,166	1,803	0,363
17	9	19	0,720	0,280	0,396	0,536	1,225	1,349	2,574	1,970	0,604
18	8	14	0,680	0,320	0,437	0,432	1,076	1,161	2,236	1,843	0,393
19	8	10	0,692	0,308	0,418	0,471	1,178	0,904	2,081	1,678	0,403
20	8	18	0,602	0,398	0,401	0,336	1,025	1,290	2,314	1,991	0,323
21	12	29	0,756	0,244	0,390	0,599	1,301	1,256	2,557	1,955	0,602
22	8	13	0,809	0,191	0,453	0,650	1,103	0,925	2,028	1,525	0,503
23	7	12	0,769	0,231	0,433	0,593	1,108	1,037	2,145	1,559	0,587

П р и м е ч а н и е. Номера выборок соответствуют табл. 1.

ками (табл. 5). Из таблицы следует, что первое направление сопряженной изменчивости со стороны массива экогеографических факторов образовано вкладами следующих признаков: среднегодовая температура, среднегодовое количество жидких осадков, градус северной широты, среднегодовое количество осадков и средняя дата образования снежного покрова. Очевидно, что это широтная ось. Со стороны массива информационно-энтропийных параметров достоверный вклад внесли следующие признаки: энтропия Шеннона таблицы сопряженности морфотипов (H), энтропия Шеннона частот появления морфотипов справа (H_{right}), теоретическая энтропия при условии независимости появления морфотипов слева и справа (ThH), теоретическая доля симметричных пар при условии независимости появления морфотипов сле-

ва и справа ($ThSym$). Таким образом, исходя из знака коэффициентов корреляций признаков с бикомпонентами, направление сопряженной изменчивости в пространстве первой пары PLS-бикомпонент связано с уменьшением у северных (таймырских) выборок полевки-экономки значений энтропийных параметров (H_{right} , ThH , H) и увеличением теоретически ожидаемой доли симметричных пар морфотипов ($ThSym$). В совокупности это свидетельствует о высокой степени устойчивости исследованных северных выборок по сравнению с южными.

Второе направление сопряженной изменчивости связано со вкладами следующих экогеографических факторов: высота над уровнем моря, средняя дата разрушения снежного покрова весной и значением градуса восточной долготы. Это долготная ось. Со стороны ин-

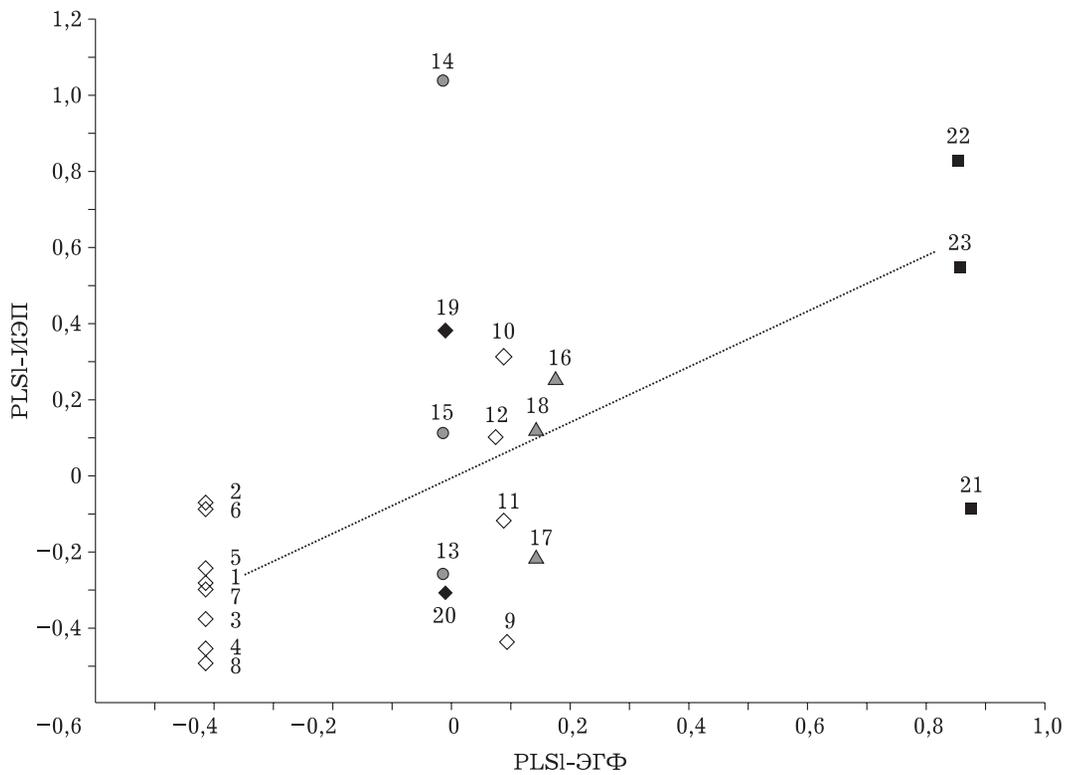


Рис. 2. Распределение выборок полевки-экономки в пространстве первой пары бикомпонент (PLS1). ИЭП – информационно-энтропийные параметры; ЭГФ – экогеографические факторы. Номера выборок соответствуют табл. 1

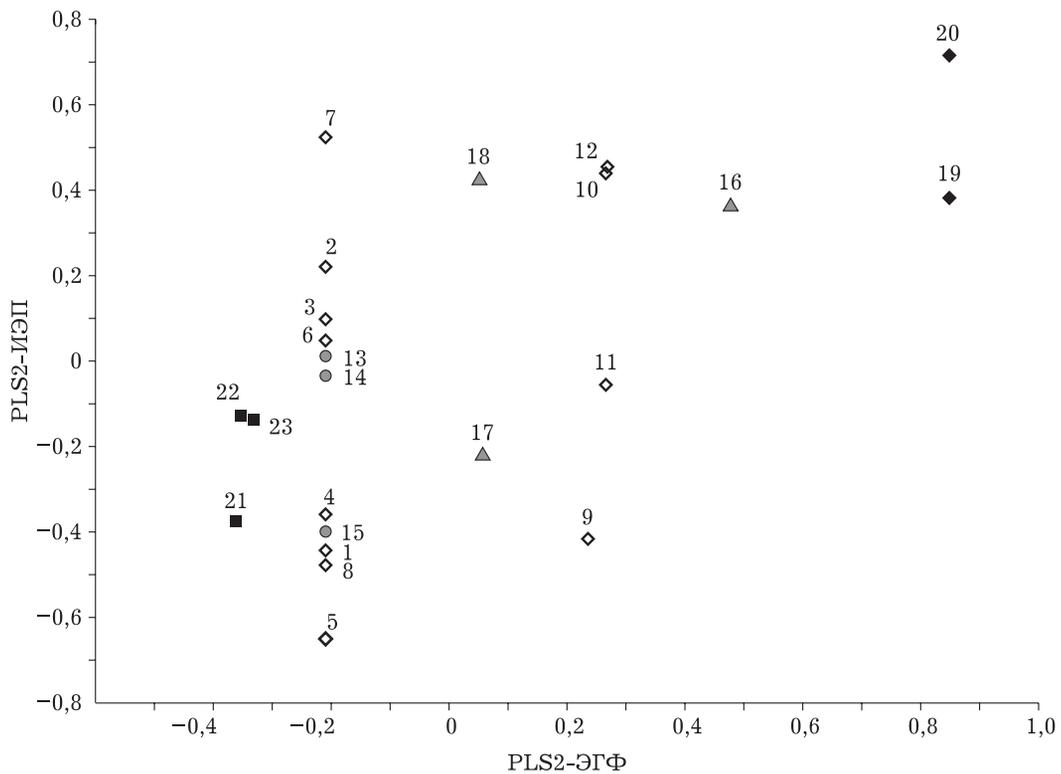


Рис. 3. Распределение выборок полевки-экономки в пространстве второй пары бикомпонент (PLS2). Ост. усл. обозн. см. рис. 2

Коэффициенты корреляции ($\times 1000$) первой и второй пары PLS-бикомпонент с исходными признаками

Признак	PLS1–ЭГФ	PLS1–ИЭП	PLS2–ЭГФ	PLS2–ИЭП
Градус северной широты	857***	472	–476	–263
Градус восточной долготы	145	13	660*	444
Высота над уровнем моря	–99	–50	959***	581
Среднегодовое количество осадков	–821***	–502	–474	–277
Среднегодовое количество жидких осадков	–858***	–488	–306	–164
Средняя дата образования снежного покрова	–727*	–394	616	332
Средняя дата разрушения снежного покрова	–340	–225	–731**	–394
Среднегодовая температура	–957***	–490	128	59
<i>N</i>	279	–227	–26	–345
<i>Nm</i>	218	–323	–53	–374
<i>N2m</i>	160	–479	–53	–337
<i>pSym</i>	409	515	–505	–714*
<i>FA</i>	–409	–515	505	714*
<i>ThSym</i>	582	873***	194	537
<i>Kappa</i>	215	229	–585	–889***
<i>H_{left}</i>	–95	–588	–203	–673*
<i>H_{right}</i>	–491	–906***	–217	–412
<i>ThH</i>	–380	–896***	–246	–600
<i>H</i>	–449	–969***	52	–155
<i>Inf</i>	–40	–243	–581	–963***

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом обозначены достоверные корреляции признаков с PLS-бикомпонентами при: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$ соответственно, с учетом множественных сравнений по Бонферрони.

формационно-энтропийных параметров достоверный вклад в это направление внесли: информационный показатель (*Inf*), показатель *Kappa* (κ), флуктуирующая асимметрия (*FA*), доля симметричных пар морфотипов (*pSym*) и энтропия Шеннона частот появления морфотипов слева (*H_{left}*). В целом вырисовывается следующая картина: в направлении оси “запад – восток” уменьшаются показатели устойчивости (*Kappa* (κ), *Inf*, *pSym*) и увеличивается флуктуирующая асимметрия (*FA*), что свидетельствует о более низкой степени устойчивости восточных выборок по сравнению с западными. Интересно ведут себя показатели энтропии Шеннона частот появления морфотипов слева и справа (*H_{left}*, *H_{right}*): энтропия правых морфотипов сильнее уменьшается в северном направлении, энтропия левых морфотипов – в восточном направлении.

ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из самостоятельных направлений исследования в современной биологии является изучение разнообразных отклонений от билатеральной симметрии, как направленных, так и случайных [Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Møller, Swaddle, 1997; Hallgrímsson, 1998; Leamy, Klingenberg, 2005; Морфогенез., 2013; Zakharov et al., 2020; Graham, 2021]. Наблюдаемые различия между сторонами являются следствием неравного онтогенеза гомологичных структур с левой и правой стороны особи, обусловленные, в случае направленной асимметрии, генетически или, в случае флуктуирующей, – случайной изменчивостью развития.

Зарождение представлений о случайной изменчивости развития связано с исследованиями [Астауров, 1927] нестабильного фенотипического проявления мутации *tetraptera*

у *Dr. melanogaster*. Экспериментально показано, что реализация билатерального признака независима на разных сторонах тела, а его случайное варьирование создает билатеральные композиции симметричного или асимметричного проявления. В природных популяциях норма реакции признаков существенно ниже, чем в эксперименте. Узкую норму реакции поддерживает стабилизирующий отбор, поэтому билатеральная симметрия является его следствием, а не заложена изначально в программе развития организма. Исходя из этого, можно ожидать меньшего проявления флуктуирующей асимметрии в экстремальных условиях среды, так как естественный отбор должен отметить особей с неустойчивым развитием. Из теории стабилизирующего отбора [Шмальгаузен, 1946] следует, что в результате действия такого отбора создаются автономные, не зависящие от условий внешней среды механизмы развития, по терминологии К. Х. Уоддингтона [Waddington, 1953] – морфогенетические “каналы”, в результате чего уменьшается влияние на ход развития внешних факторов и возрастает значение внутренних наследственных факторов. Здесь, как мы видим, теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена, обнаруживает тесную взаимосвязь с эпигенетическими взглядами К. Х. Уоддингтона. Эти классические представления перекликаются со взглядами некоторых современных исследователей [Leamy, Klingenberg, 2005], согласно которым экологические стрессы в природных популяциях приводят к отбору определенных комплексов генов, оказывающих модифицирующее влияние на процессы развития, в силу чего популяции приобретают устойчивость к стрессирующему фактору. Подобные взгляды в настоящее время находят свое развитие в рамках теории генных сетей [Сулов, Колчанов, 2009].

В нашем исследовании первое направление сопряженной изменчивости интерпретировано как широтное. В этом направлении максимально различаются алтайские и таймырские выборки. У таймырских выборок наблюдается уменьшение значений набора энтропийных параметров и рост теоретической доли симметричных пар при условии независимости появления морфотипов слева и справа (*ThSym*). Этот результат соответствует представлениям

об отборе на морфогенетическую устойчивость у северных выборок по сравнению с южными.

Второе направление сопряженной изменчивости интерпретировано нами как долготное. Наиболее сильную корреляцию с этим направлением имеет высота над уровнем моря. Наибольшие различия проявляются между горными популяциями хр. Сохондо и тундровыми таймырскими выборками. Отрицательная корреляция коэффициента Коэна (κ) с этим направлением означает уменьшение “диагонального эффекта” в таблицах сопряженности и, соответственно, нарастание асимметрии, так же как отрицательный вклад индекса информации (*Inf*) – нарастание общей асимметрии в таблице по столбцам и строкам. Положительно коррелирует с этим направлением флуктуирующая асимметрия (*FA*). Все это в совокупности свидетельствует о более низкой степени морфогенетической устойчивости горных выборок хр. Сохондо по сравнению с таймырскими выборками. Нарастание асимметрии, по-видимому, связано с увеличением среднего разнообразия, ослаблением отбора и, как следствие, увеличением роли эпигенетических механизмов регуляции морфогенеза.

Ранее похожий результат был получен при анализе изменчивости формы листьев березы повислой *Betula pendula* Roth. в градиенте техногенного загрязнения [Васильев и др., 2018]. При низком техногенном воздействии на контрольном участке и при высоком – на импактном, происходит пороговое переключение подпрограмм морфогенеза, приводящих к становлению двух разных морфотипов листьев: один реализуется при низкой техногенной нагрузке, другой при высокой. В буферной зоне, при промежуточном уровне техногенного загрязнения среды морфогенез листьев растений происходит нестабильно, при этом реализуется веер различных билатеральных сочетаний морфотипов формы листа.

Актуальным в настоящее время является разработка способов оценки устойчивости популяций растений и животных, подвергшихся воздействию экстремальных факторов среды, таких как различные виды загрязнений, высокая плотность населения, неблагоприятные погодные условия, болезни, хищники и др. Рабочей гипотезой в таких исследованиях принимается утверждение: чем сильнее степень стрессирующего воздействия на популя-

цию, тем выше “онтогенетический шум”, что, в свою очередь, находит отражение в увеличении показателей флуктуирующей асимметрии. Использование такого линейного подхода при экологическом мониторинге природных популяций часто не приводит к желаемому результату. Во многом это связано с недоучетом того обстоятельства, что проявление флуктуирующей асимметрии зависит от сочетания факторов отбора и эпигенетических перестроек фенотипа, а также от сложившейся многолетней экологической “нормы”. Подтверждением этому утверждению являются результаты нашего исследования, которые показывают, что таймырские популяции полевки-экономки, несмотря на то что Таймыр является экологической периферией ареала, имеют более высокие показатели морфогенетической устойчивости по сравнению с южными, алтайскими, популяциями, находящимися в экологическом оптимуме. Кроме того, из рис. 2 следует, что значения информационно-энтропийных параметров имеют существенную межгодовую изменчивость (выборки 1–8 – Алтай, Турочакский р-н, оз. Телецкое, окр. пос. Артыбаш). Поэтому важной задачей мониторинга становится определение положения фонового уровня показателей устойчивости, степени его отклонения (или размаха) от условно-нормального состояния, которое отмечается при оптимальных условиях среды [Захаров, Трофимов, 2020].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, результаты исследования показали, что в стабильно суровых экогеографических условиях севера морфогенетическая устойчивость таймырских популяций полевки-экономки выше, чем у южных, алтайских, популяций, что, вероятно, обусловлено действием стабилизирующего отбора. Напротив, низкая морфогенетическая устойчивость горных популяций в условиях среднего разнообразия хр. Сохондо, возможно, обусловлена эпигенетическими механизмами регуляции морфогенеза. Используемый в настоящей работе статистический подход, основанный на представлении данных по билатеральной асимметрии в виде таблиц сопряженности, позволяет расширить возможности обработки данных методами одномерной и многомер-

ной статистики. На основании частот парных сочетаний категориальных признаков можно дополнительно вычислять множество информационно-энтропийных параметров с последующей обработкой многомерными методами, что повышает устойчивость получаемых результатов и улучшает их интерпретируемость. Использование 2B-PLS-анализа предоставляет возможность поиска ковариаций не только с экогеографическими факторами, но и с различными видами загрязнений, сезонностью, динамикой численности, численностью видов сообщества, наличием паразитов, инфекций, хищников, доступностью ресурсов и т. п.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук FWGS-2021-0002.

ЛИТЕРАТУРА

- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. С. 104–118.
- Астауров Б. Л. Исследования наследственных изменений галтеров у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. Сер. АЗ. 1927. № 1–2. С. 46–54.
- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г., Данилов Н. Н. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
- Васильев А. Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1996. 47 с.
- Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
- Васильев А. Г. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70, № 3. С. 195–209.
- Васильев А. Г., Васильева И. А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 511 с.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Шкурихин А. О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 471 с.
- Захаров В. М. Асимметрия животных: (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В. М., Трофимов И. Е. Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 115–123.
- Ковалева В. Ю., Абрамов С. А., Дупал Т. А., Ефимов В. М., Литвинов Ю. Н. Анализ соответствия и комбинирование молекулярно-генетических и морфологических данных в зоологической систематике // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 4. С. 404–414.
- Ковалева В. Ю., Поздняков А. А., Ефимов В. М. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через

- билатеральную асимметрию их проявления // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 1. С. 111–117.
- Ковалева В. Ю., Поздняков А. А., Литвинов Ю. Н., Ефимов В. М. Флуктуирующая асимметрия и морфогенетические корреляции рисунков жевательной поверхности м1 серых полевок (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. 2021. Т. 100, № 4. С. 434–448.
- Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967. 408 с.
- Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН, 2013. 330 с. (Серия “Геобиологические процессы в прошлом”).
- Литвинов Ю. Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭ-РИС, 2001. 128 с.
- Поздняков А. А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы “maximowiczi” (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. 1993. Т. 72, № 11. С. 114–125.
- Поздняков А. А. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Успехи соврем. биологии. 2004. Т. 124, № 4. С. 371–377.
- Поздняков А. А. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 2. С. 127–139.
- Поздняков А. А. Применение модели эпигенетического ландшафта для изучения структуры морфотипической изменчивости (на примере М3 скальных полевок (*Alticola*, Rodentia, Arvicolinae)) // Зоол. журн. 2022. Т. 101, № 2. С. 202–212.
- Поздняков А. А., Литвинов Ю. Н. Экогеографическая интерпретация морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Arvicolidae) // Зоол. журн. 1994. Т. 73, № 2. С. 151–157.
- СНИП Г. 2.01.01-82. Строительная климатология и геофизика. М.: Стройиздат, 1983, 137 с.
- Суслов В. В., Колчанов Н. А. Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические системы // Вестн. ВОГиС. 2009. Т. 13, № 2. С. 410–439.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
- Agresti A. An introduction to categorical data analysis. New Jersey, Hoboken: John Wiley & Sons Inc., 2007. 372 p.
- Cohen J. A coefficient of agreement for nominal scales // Educat. and Psychosocial Measurement. 1960. Vol. 20. P. 37–46.
- Graham J. H. Fluctuating Asymmetry and Developmental Instability, a Guide to Best Practice // Symmetry. 2021. Vol. 13, N 1. P. 1–9.
- Hallgrímsson B. Fluctuating asymmetry in the mammalian skeleton: evolutionary and developmental implications // Evolut. Biol. 1998. Vol. 30. P. 187–251.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. P. 9.
- Klingenberg C. P. A developmental perspective on developmental instability: theory. Developmental Instability: Causes and Consequences / Ed. M. Polak. N.Y., USA: Oxford University Press, 2003. P. 14–34.
- Kovaleva V. Yu., Efimov V. M., Litvinov Yu. N. Directional asymmetry of morphological traits during postnatal ontogeny in root vole *Microtus oeconomus* Pall. (Rodentia, Cricetidae) // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2013. Vol. 6, N 2. P. 115–129.
- Leamy L. J., Klingenberg C. P. The genetics and evolution of fluctuating asymmetry // Annual Rev. of Ecol., Evolut. and Systemat. 2005. Vol. 36. P. 1–21.
- Møller A. P., Swaddle J. P. Asymmetry, developmental stability and evolution. Oxford: University Press, 1997. 302 p.
- Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Annual Rev. of Ecol. and Systematics. 1986. Vol. 17, N 1. P. 391–421.
- Pearson K., Heron D. On theories of association // Biometrika. 1913. Vol. 9, N 1-2. P. 159–315.
- Polunin D., Shtaiyer I., Efimov V. JACOBI4 software for multivariate analysis of biological data // BiOrxiv. 2019. P. 803684.
- Rohlf F. J., Corti M. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape // Systematic Biology. 2000. Vol. 49, N 4. P. 740–753.
- Waddington C. H. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. 1953. P. 118–126.
- Wold S., Albano C., Dunn W. J., Edlund U., Esbensen K., Geladi P., Hellberg S., Johansson E., Lindberg W., Sjöström M. Multivariate data analysis in chemistry // Chemometrics. Dordrecht: D. Reidel, 1984. P. 17–95.
- Wold S. C., Sjöström M., Eriksson L. PLS-regression: a basic tool of chemometrics // Chemomet. and Intelligent Lab. Syst. 2001. Vol. 58, N 2. P. 109–130.
- Zakharov V. M., Shadrina E. G., Trofimov I. E. Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach // Symmetry. 2020. Vol. 12, N 8. P. 1376.

Contingency variability of morphogenetic stability indicators in root vole populations with ecogeographic environmental factors

V. M. EFIMOV¹⁻⁴, V. Yu. KOVALEVA¹, A. A. POZDNYAKOV¹, Yu. N. LITVINOV¹

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: v_kov_65@mail.ru*

² *Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenin av., 36*

³ *Institute of Cytology and Genetics of SB RAS
630090, Novosibirsk, Prospekt Akademika Lavrentyeva, 10*

⁴ *Novosibirsk National Research State University
630090, Novosibirsk, Pirogova str., 1*

The bilateral asymmetry of the m1 morphotypes of the root vole *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776 from different parts of the range was analyzed from morphogenetic positions. The material from the collection of the Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk was used. A total of 2314 pairs of m1 morphotypes were studied on the left and right rami of the mandible of voles. 17 different morphotypes and 70 different combinations of them were identified, of which 13 are symmetrical and 57 are asymmetrical. The data of bilateral asymmetry of morphotypes for each sample was presented in the form of square contingency tables. Based on these tables, the information-entropy parameters of the samples were calculated, in accordance with which the eco-geographic factors of the habitat were put. The 2B-PLS method was applied to the matrices after standardization. Two significant directions of contingency variability of the information-entropy parameters of the samples and eco-geographic factors of the environment have been identified. The first direction, latitudinal, is associated with a decrease in the Shannon entropy and fluctuating asymmetry in the northern samples of the root vole. Thus, the northern samples have a higher degree of morphogenetic stability compared to the southern ones. The second – the longitude direction – is highly correlated with the increase in altitude above sea level in the direction “west – east” and is accompanied by a decrease in the values of the Cohen coefficient, Shannon information, and an increase in fluctuating asymmetry. This indicates a lower degree of morphogenetic stability of the eastern samples compared to the western ones. The approach we use complements the classical concept of the “epigenetic landscape” with the ability to take into account the influence of the environment. This is important in the practical use of asymmetry indicators for assessing the “health of the environment”, especially when determining the natural background for populations of the “ecological periphery” of the areal.

Key words: morphotypes m1, contingency table, bilateral asymmetry, Shannon entropy, Cohen's coefficient, environment, 2B-PLS-analysis.