

Bizons in de computer, een inleiding in multivariate analyse

Marc Drees en Lars W. van den Hoek Ostende

Computers zijn niet meer weg te denken uit ons dagelijks leven. Internet, e-mail, elektronisch bankieren, ze maken allemaal deel uit van het moderne huishouden. Ook in de wetenschap heeft zich een ware revolutie voltrokken. Beide auteurs, en dat zijn toch niet bepaald de alleroudste WPZ-leden, hebben het nog meegeemaakt dat ze ponskaarten moesten typen om een analyse te kunnen draaien op de grote centrale computer van de universiteit. En dan hebben we het over simpele analyses die je vandaag de dag op iedere PC kan draaien.

Computeranalyses stellen wetenschappers in staat om grote hoeveelheden gegevens tegelijkertijd te bewerken. Computers zijn met name handig om gegevens te ordenen. Dataverwerking met behulp van de computer is tegenwoordig standaardstof in universitaire opleidingen. Meer en meer kom je dan ook in de wetenschappelijke literatuur dendrogrammen of Principale Component Analyses tegen. Zo ook in de paleontologische literatuur. Daarnaast vind je uiteraard ook regelmatig cladogrammen of computergegenereerde verwantschapsschema's. Voor diegenen voor wie dat allemaal maar abracadabra is, willen we in dit artikel een korte inleiding geven op de belangrijkste computertechnieken in de dataverwerking. In de eerste plaats als hulpmiddel bij het lezen van de literatuur waarin van deze technieken gebruik gemaakt wordt. Maar misschien dat u ook mogelijkheden ziet voor uw eigen onderzoek. Op het Internet zijn multivariate analyse programma's voor de paleontologie vrij verkrijgbaar (PAST = Paleontological Statistics). In dit artikel laten we twee multivariate analyse technieken de revue passeren; de cluster analyse en de principale componenten analyse (PCA). Verder behandelen we een statistische techniek, de Pearson's correlatie coëfficiënt. Deze technieken zijn gekozen omdat ze veelvuldig worden gebruikt in de literatuur. Voor diegenen die vinden dat onze uitleg niet ver genoeg gaat, verwijzen we graag naar een meer gedetailleerde behandeling van deze en andere analyses op

Om te laten zien hoe dergelijke technieken in de praktijk werken, zullen we een voorbeeld geven hoe multivariate analyses gebruikt kunnen worden in de studie van de middenhandsbeenderen van *Bison*.

Multivariate analyse

Wetenschap bestaat uit het verzamelen van gegevens, het ordenen, ontdekken van patronen om vervolgens deze patronen te verklaren. Een groot deel van de paleontologie bestaat uit taxonomie, het onderscheiden en ordenen van groepen organismen, en het verklaren van de verbanden tussen de verschillende groepen. De ordening die wordt aangelegd bestaat uiteindelijk uit een hiërarchisch systeem waarin alle soorten zijn ondergebracht.

In de 18^{de} eeuw, toen men begon om de levende soorten volgens het systeem van Linnaeus te classificeren, gaf de systematiek de ordening volgens de Schepping weer. Maar met de opkomst van de evolutietheorie kwam een nieuwe visie op de gelijkenissen en verschillen tussen soorten. Ze waren het resultaat van miljoenen jaren evolutie. Idealiter moet het hiërarchische systeem de loop van de evolutie in kaart brengen. Het is een fylogenetisch classificatie.

"Vogel, zwart, groter dan een merel" was ooit een afdoende beschrijving om een nieuwe soort te definiëren. Veel van de oorspronkelijke beschrijvingen uit de begindagen van de systematiek zijn niet veel uitgebreider dan dat. Dergelijke beschrijvingen voldeden onder andere, omdat er domweg nog niet zoveel soorten beschreven waren. Maar naarmate het aantal toenam, moesten ook meer kenmerken gevonden worden om al die soorten te onderscheiden. Met de fylogenetische systematiek is de behoefte om veel kenmerken te beschrijven alleen maar toegenomen. Het is aan de taxonoom, of hij nu aan fossielen of aan recent materiaal werkt, om in de veelheid van kenmerken de combinaties te vinden die hem kunnen vertellen hoe de evolutie verlopen is. De gegevens die hiervoor gebruikt

worden zijn metrische of morfologische kenmerken en meestal een mix van beide.

Als we praten over metrische kenmerken in de paleontologie, dan hebben we het doorgaans over maten. Grootte is, met name in de zoogdierpaleontologie, een veel gebruikt kenmerk. Er wordt heel wat afgemeten. Maar je kan het ook hebben over verhoudingen. Verhoudingen binnen een bot, of grootteverhoudingen tussen kiezen onderling. Maar als we de verhoudingen terugbrengen tot een simpele ratio, dan gooien we heel wat kenmerken weg. Ratio's zijn bovendien gevaarlijk, omdat meetfouten erdoor vergroot kunnen worden, en ze niet-bestaande relaties kunnen suggereren. Maar vooral omdat ze een complexe vorm reduceren tot een enkel getal. Het liefst wil je gewoon alle gegevens direct gebruiken. Maar een lijst met meetgegevens op zich is niet gemakkelijk te interpreteren. Onze hersenen zijn er niet op ingesteld om daar direct patronen in te ontdekken. Een overbekende methode om maten zichtbaar te maken is het scatterdiagram. Daarin worden twee maten, bijvoorbeeld de lengte en de breedte van een kies, tegen elkaar uitgezet. Doordat de punten met vergelijkbare maten dicht bij elkaar liggen, ontstaan clusters. Zo kunnen we in een oogopslag zien, welke punten bij elkaar horen. Aan deze clustering wordt doorgaans niet verder gerekend. We zien toch hoe het zit.

Een nadeel van een scatterdiagram is, dat we slechts twee variabelen tegelijkertijd tegen elkaar uit kunnen zetten. Het is in wiskundige termen een bivariate analyse. Maar aangezien we vaak meer maten nemen aan een bot of aan een kies, moeten we een keus maken. Je zou natuurlijk een reeks scatterdiagrammen kunnen maken, maar dat is dan weer lastig interpreteren. Het liefst zou je alle kenmerken in één scatterdiagram willen zetten. Waar je normalerwijs twee kenmerken in een tweedimensionale ruimte uitzet (een x-as en een y-as), zo zou je als je acht kenmerken hebt de punten in een achtdimensionale ruimte moeten uitzetten. Voor ons is dat niet voor te stellen, maar voor een computer is het geen probleem. Acht, twaalf of 156 dimensies, de berekeningen blijven hetzelfde. In plaats van een bivariate analyse krijgen we zo een analyse met veel kenmerken, een zogenaamde multivariate analyse.

Clusteren in een hoop dimensies

Bij een scatterdiagram kijken we hoe dicht punten bij elkaar liggen. Dat doen we zo op het

oog, maar je kan het natuurlijk ook berekenen. En dat is nu precies wat een computer in een multivariate analyse doet: hij berekent de afstand van ieder punt ten opzichte van alle andere punten. Het resultaat is dan een afstandentabel. In het dagelijks leven kennen we dergelijke tabellen vooral uit atlanten en van kaarten. Voor een rij steden wordt dan afgezet wat de afstand is tot iedere andere stad in de tabel. Het probleem bij dergelijke tabellen is dat je niet weet hoe ze precies tot stand zijn gekomen. Bedoelen ze de afstand tussen Wenen en Parijs in vogelvlucht of langs de snelwegen. Bij onze computeranalyse doet zich een soortgelijk probleem voor. Er zijn verschillende methoden mogelijk om de afstand tussen twee punten in een multidimensionale ruimte te berekenen. Bij het uitvoeren van een analyse moet je vooraf instellen welke methode je wilt gebruiken. De simpelste methode, die vaak wordt gebruikt, is de Euclidische afstand, die we allemaal wel kennen van school. Gewoon een kwestie van $A^2 + B^2 = C^2$.

Dendrogrammen

Zo'n afstandentabel is op zichzelf niet erg leesbaar. Zoals we al eerder zagen, zijn onze hersenen er niet op ingesteld om snel patronen te herkennen in een reeks getallen. We zien liever een diagram. Een van de meest gebruikte diagrammen in multivariate analyses is het dendrogram. Een dendrogram laat niet alleen zien welke punten met elkaar clusteren, maar maakt meteen ook duidelijk hoe groot de verschillen zijn tussen de verschillende clusters.

Hoe gaat het maken van een dendrogram in zijn werk? Eerst zoekt de computer in de afstandentabel naar de kleinste afstand tussen twee punten. Deze punten worden samengevoegd in een vorkje. De lengte van de poten van de vork geeft de afstand tussen de punten weer. De waarden worden gemiddeld en in de afstandentabel worden de twee punten door dit ene gemiddelde vervangen. Vervolgens wordt het proces herhaald. De computer kijkt in de aangepaste tabel wat nu de kleinste afstand is, verbindt de punten en berekent een gemiddelde. Dit proces gaat door totdat alle punten zijn samengevoegd. Het resultaat van een dergelijke clustering is te zien in figuur 1.

Computers zijn geen tovermachines. De ordening die uit een diagram komt rollen, moet altijd gecontroleerd worden door de gebruiker. Dit gebeurt door de punten te labelen. Als de analyse

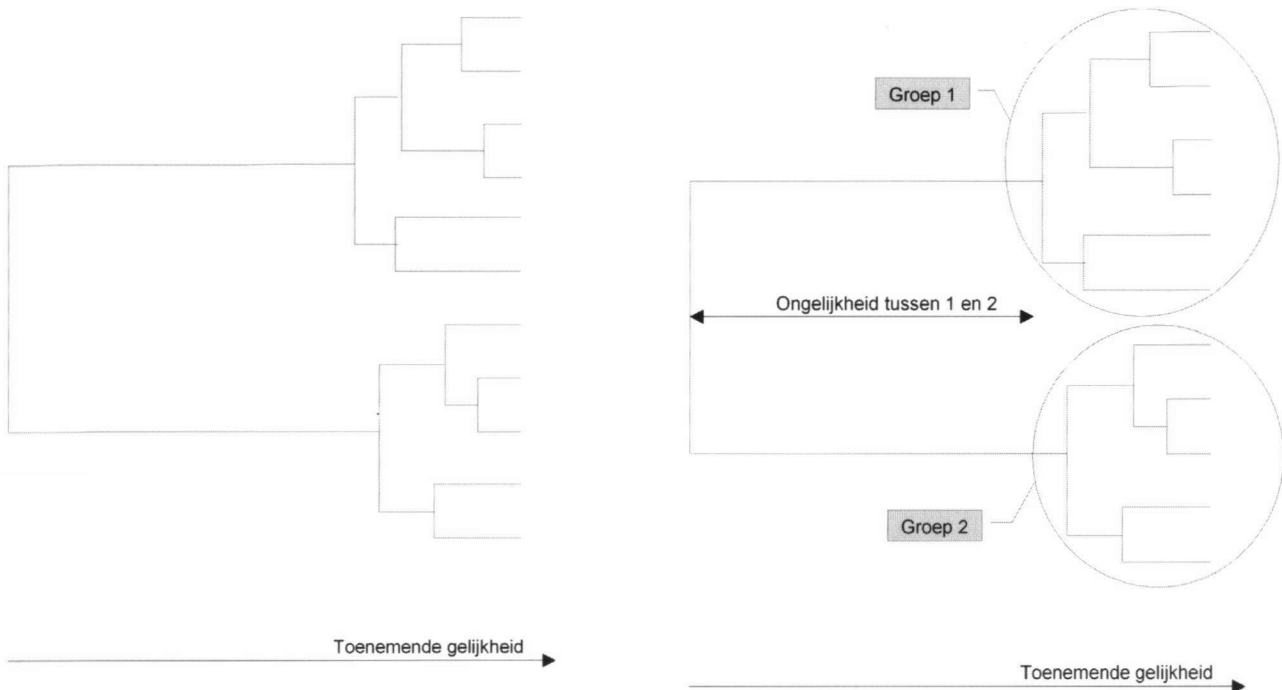


Fig 1 Voorbeeld van een dendrogram bestaande uit twee groepen (clusters). Links het oorspronkelijke dendrogram, rechts met een interpretatie; er zijn 2 clusters herkend

Example of a dendrogram consisting of two groups (clusters). To the left the original dendrogram, to the right with interpretation; two clusters have been recognised

gebruikt wordt om soorten te vergelijken, kan zo'n label bijvoorbeeld bestaan uit de soortnaam. Maar ook de vindplaats, geografische verspreiding, ouderdom of sekse kan als label gebruikt worden. Als het maar een variabele is die niet heeft meegedaan in de analyse. Aan de hand van de labels kan de wetenschapper zien in hoeverre een zinnige clustering is ontstaan. Zo niet, dan kan dat aanleiding zijn om de oorspronkelijke aannames te herzien. Maar dan zal eerst eens kritisch naar de dataset gekeken moeten worden. Want computers werken volgens het principe: "nonsense in, nonsense out". Een punt dat 'verkeerd' clustert, kan te wijten zijn aan een typfout in de dataset, of een fout in de meting (als bijvoorbeeld een afgerolde kies in de analyse is meegenomen). Of een dataset kan ontoereikend zijn om bepaalde onderscheiden te maken, en zou met andere variabelen moeten worden aangevuld. Als al deze overwegingen niets opleveren, dan zal de wetenschapper toch echt moeten kijken, of zijn oorspronkelijke ideeën wel kloppen.

Zoals hier beschreven, is het maken van een dendrogram een redelijk rechttoe rechtaan

gebeuren. Maar net als bij de berekening van de afstandentabel, zijn ook hier tal van verschillende mogelijkheden. Het draait dan met name om de wijze waarop een nieuw gemiddelde wordt berekend als twee punten worden samengevoegd. Als bijvoorbeeld tijdens een clusteranalyse een punt wordt samengevoegd met twee al eerder gecombineerde punten, hoe bereken je dan het gemiddelde? Is dat het midden van de drie oorspronkelijke punten, of het midden tussen het gemiddelde van de al geclusterde punten en het nieuwe punt? Beide methoden hebben hun voors en tegens, en bij het uitvoeren van een analyse kan een computergebruiker zelf vooraf instellen welke clustermethode hij wil gebruiken. Zo zijn er ook methoden die helemaal niet middelen, maar kijken naar de kleinste afstand van een nog niet geclusterd punt tot alle andere punten binnen al gevormde clusters. Zodra dat gevonden is, wordt het nieuwe punt toegevoegd aan het cluster waar hij het dichtst bij ligt.

Al die verschillende methoden geven andere afstanden en vaak ook een iets andere clustering. Wie zelf computerprogramma's voor multivariate analyse gaat gebruiken, doet er goed aan

zich in de eigenschappen van de verschillende methoden in te lezen. Voor het aflezen van dendrogrammen is dat minder van belang. Het principe is hetzelfde, welke afstandsmaat of clustermethode er ook gekozen is.

Principale Componenten Analyse (PCA)

Een dendrogram geeft aan welke punten dicht bij elkaar liggen en toont de afstand tussen de punten. Het vertelt ons niet hoe de punten ten opzichte van elkaar liggen in de multidimensionale ruimte. Het liefst zou je natuurlijk direct in die ruimte willen kijken. Maar dat kan nu eenmaal niet, omdat ons brein hooguit drie - en liever twee - dimensies tegelijkertijd aankan. We kunnen de computer wel vragen, om de best mogelijke benadering te geven in twee of drie dimensies.

In fig. 2 zien we een scatterdiagram, bijvoorbeeld een lengte/breedte diagram van kiezen. Elk punt wordt gedefinieerd door twee waarden, een

x-coördinaat en y-coördinaat (oftewel lengte en breedte). Stel nu dat je ieder punt met slechts één waarde wilt definiëren. De lengte (x-as) komt dan zeker niet in aanmerking, omdat de variatie vrij klein is. Breedte (y-as) geeft wat meer ruimte, maar het beste is om een nieuwe as te definiëren die dwars door de puntenwolk heen loopt. Dan vang je de maximale variatie. De richting van zo'n nieuwe as kan je definiëren aan de hand van je oorspronkelijke assen. In het voorbeeld is dat zo ongeveer $r = 2y + x$. Figuur 2 geeft de punten langs de nieuwe as. Voor de duidelijkheid is daar een tweede as aan toegevoegd, die loodrecht staat op de nieuwe as. De formule voor de as vertelt ons iets dat we ook al op het oog gezien hadden. De breedte is belangrijker voor het onderscheid dan de lengte. Immers wordt de y-coördinaat met 2 vermenigvuldigd en telt dus dubbel zo zwaar als de x-coördinaat.

In het gegeven voorbeeld is het natuurlijk helemaal niet nodig dat we een nieuwe as definiëren, want hier konden we de punten direct zien. Onze nieuwe lijn laat samen met de as loodrecht erop 100 % van de variatie zien, oftewel, we zien

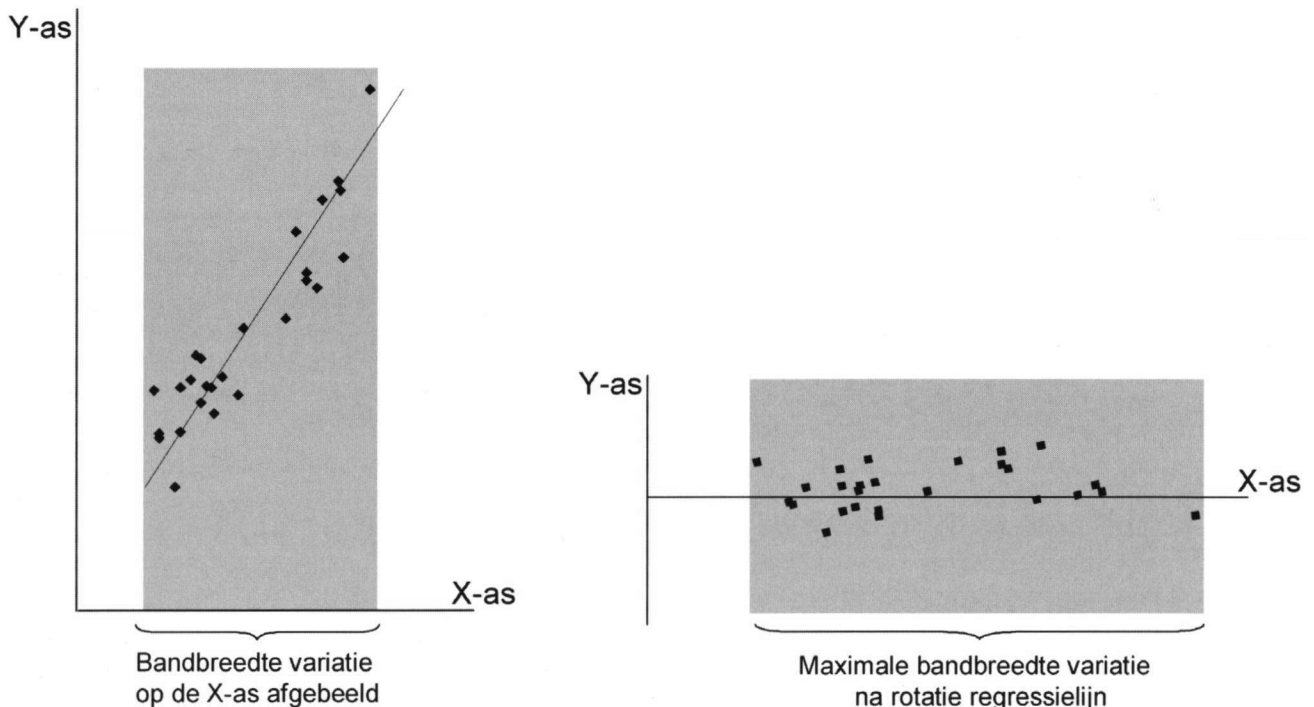


Fig 2 Principe van principale componenten analyse. De linkerfiguur toont de oorspronkelijke variatie in een bivariate plot inclusief regressielijn, de rechterfiguur toont dezelfde dataset na rotatie van de regressielijn tot de nieuwe X-as

The principle of principal component analysis. The figure to the left shows the original variation in a bivariate plot including regression line, the figure to the right shows the same data set after rotation of the regression line to the new X-axis

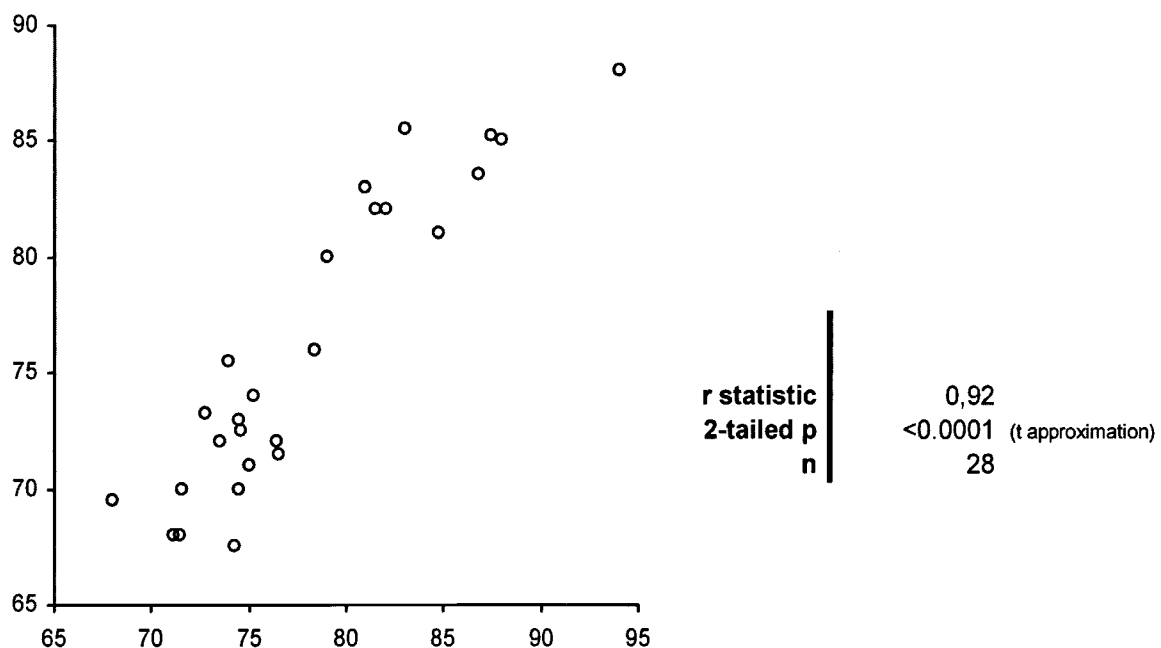


Fig 3 Grafiek van twee eenheden met Pearson's correlatie coëfficiënt (r statistic), de statistische relevantie (2-tailed p of t-test)

Diagram of two units with Pearson's correlation coefficient (r statistic), the statistical relevance (2-tailed p or t-test)

precies dezelfde wolk als in figuur 2a. Het enige verschil is dat de nieuwe as een groter deel van de variatie laat zien dan hetzij de x-as, hetzij de y-as. Hetzelfde principe kan ook gebruikt worden in een multidimensionale ruimte. Ook hier kunnen we een nieuwe as laten berekenen, die een zo groot mogelijk deel van de variatie in één keer laat zien. Daarnaast de as die op één na het beste is, enzovoort. Deze assen worden de principale componenten genoemd. De beste as is de 1^{ste} principale component, de op-een-na-beste de 2^{de}, en zo kunnen nog een aantal assen berekend worden. Door de punten uit te zetten langs de eerste en tweede (of derde) principale component, krijgen we een figuur die we gemakkelijk kunnen aflezen. Het lijkt precies op een scatterdiagram. Maar let op, dat is het niet!

Het eerste belangrijke verschil met een scatterdiagram is, dat we hier kijken naar maar een deel van de variatie. We krijgen een optimale benadering om in de multidimensionale ruimte te kijken, maar verliezen daarbij een hoop informatie. Feitelijk kijk je naar een tekening zonder enige vorm van perspectief. Het is dan ook belangrijk, dat bij een PCA wordt aangegeven welk deel van de variatie wordt verklaard door de verschillende principale componenten. Als je uit een analyse tien assen krijgt die allemaal rond de 10% van de variatie verklaren, dan mis je dus het

grootste deel van je gegevens als je twee van die assen tegen elkaar uitzet. De kans is dan groot dat je alleen maar naar ruis aan het kijken bent. Als echter de 1^{ste} as 65% van de variatie verklaart, en daar nog een 2^{de} as zit die 20% voor zijn rekening neemt, dan vang je in een 2-dimensionaal plaatje 85% van de gegevens uit de multidimensionale ruimte. Let dus altijd op deze gegevens als je in een artikel een PCA tegenkomt. Helaas komt het maar al te vaak voor dat auteurs vergeten deze gegevens te vermelden. Als lezer tast je dan in het duister over hoe belangrijk het geschetste patroon werkelijk is.

Een tweede verschil met een scatterdiagram is dat de assen zijn samengesteld uit een heleboel factoren, terwijl bij de scatter er maar een variabele per as is uitgezet. De combinatie van variabelen kan iets zeggen over de achterliggende factor die bepalend is voor een principale component. Eerder zagen we in ons voorbeeld alleen al aan de formule dat breedte belangrijker was binnen de variatie dan lengte. Dat kan je natuurlijk ook doen als zo'n as uit een heleboel variabelen is samengesteld. Stel dat je een hoop vindplaatsen vergelijkt door de faunasamenstelling in te voeren in een PCA. Als de eerste component dan wordt bepaald door hoge positieve waarden van edelherten, reeën en zwijnen en paarden juist sterk negatief meetellen, dan maakt

die as kennelijk vooral onderscheid op de verdeling bosfauna's/vlaktefauna's. Als dan de tweede as vooral opgemaakt is uit hoge waarden voor mammoet en wolharige neushoorns enerzijds, en reeën en nijlpaarden anderzijds, kan je aannemen dat deze as vooral een warmte/koude signaal weergeeft. Zo geeft een PCA niet alleen patronen, maar reikt het ook handvaten aan om die patronen te verklaren.

Multivariate analyses zijn geen statistiek

Terwijl multivariate analyses een steeds belangrijker rol spelen in de wetenschap, zijn er natuurlijk ook wetenschappers die heel goed zonder kunnen. "Al die statistiek is niets voor mij!" is dan een veel gehoorde kreet. En dat is enigszins pijnlijk, want multivariate analyse en statistiek zijn verschillende disciplines. De ervaring leert, dat je op zo'n uitspraak beter niet in kan gaan (het is doorgaans inderdaad niet aan een dergelijke hooggeleerde besteed), maar voor het doel van dit artikel willen we er toch iets over zeggen.

Bij multivariate analyses proberen we patronen te ontdekken binnen een dataset. Als we een reeks vindplaatsen vergelijken aan de hand van zoogdierfossielen, dan zijn we alleen daarin geïnteresseerd. Er zijn andere vindplaatsen met zoogdierfossielen en onze vindplaatsen hebben ook andere fossielen, maar die doen allemaal niet mee. Bij statistiek beschouwen we onze gegevens als onderdeel van een groter geheel. Aan de hand van een steekproef proberen we een uitspraak te doen over dat grotere geheel.

"Vier op de vijf mannen heeft een buitenechtelijke relatie (gehad), bij vrouwen is dat drie op de vijf" is een typische statistische uitspraak. We hebben niet alle mannen en vrouwen gevraagd naar hun huwelijksleven, maar een representatief deel van de bevolking. Als we dan willen weten of de huwelijksle moraal in dorpsgemeenschappen groter is dan in de Randstad, vergelijken we steekproeven uit beide groepen. Daar zal niet precies hetzelfde percentage uitkomen. Statistiek kan aan de hand van de gegevens van de steekproeven een uitspraak doen over de kans dat deze beide al dan niet uit populaties met een gelijke verdeling van trouw en ontrouw afkomstig is. Doordat het gaat om een steekproef, is er altijd een mate van onzekerheid. Men kan toevallig net alleen brave borsten/grove leugenaars ondervraagd hebben.

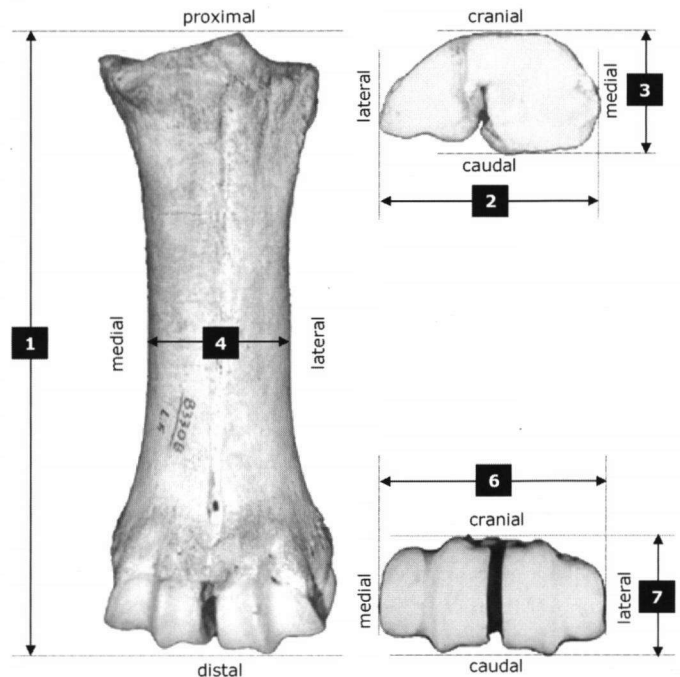


Fig 4 Metingen genomen van de metacarpus. Meting 5 (niet afgebeeld) is de anteroposteriore diameter in het midden van de epifyse

Measurements of the metacarpal. Measurement 5 (not represented) is the anteroposterior width in the middle of the epiphysis

Multivariate analyse is geen statistiek, maar het gebruik van het ene sluit natuurlijk het gebruik van het andere niet uit. Sterker nog, ze gaan goed hand in hand. Nadat we m.b.v. multivariate analyse clusters hebben ontdekt, kunnen we aan de hand van statistiek kijken in hoeverre deze clusters werkelijk verschillen. Dat doen we bijvoorbeeld als we kijken naar correlatie coëfficiënten.

Pearson's correlatie coëfficiënt (r)

Vaak is het van belang te weten in hoeverre kenmerken gezamenlijk veranderen oftewel correleren. Als twee kenmerken gelijktijdig in grootte toenemen of afnemen, spreken we van een positieve correlatie. In het voorbeeld van de faunalijsen verwacht je bijvoorbeeld een sterke positieve correlatie tussen mammoeten en

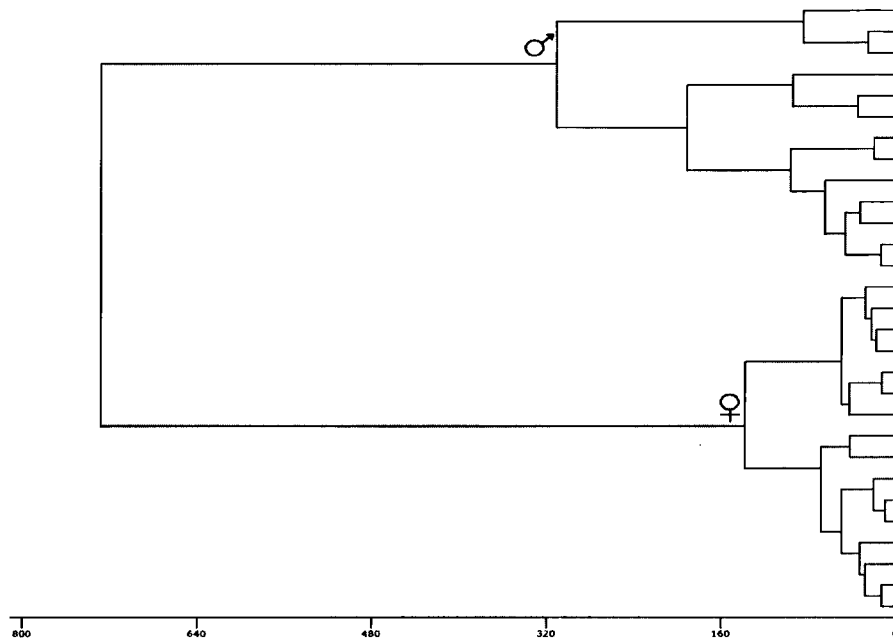


Fig 5 Dendrogram voor *Bison bonasus* (gegevens uit Empel & Roskosz, 1963) met zeven kenmerken. Methodiek WPGMA, afstand Squared Euclidean

Dendrogram for *Bison bonasus* (data from Empel & Roskosz, 1963) with seven features. Methodology WPGMA, distance Squared Euclidean

wolharige neushoorns. Als je de ene vindt, kan je er vergif op innemen dat de andere ook aanwezig is. En in typisch warme fauna's zal je noch de een, noch de ander tegenkomen. Er kan echter ook sprake zijn van een negatieve correlatie. Dan sluiten bepaalde kenmerken elkaar uit. In ons voorbeeld zal dat bijvoorbeeld het geval zijn voor nijlpaarden en mammoeten. De mate van correlatie kan worden uitgedrukt in Pearson's correlatie coëfficiënt (r) (fig. 3). Deze kan waarden hebben tussen de -1 en $+1$. Bij deze uiterste waarden is de correlatie absoluut. Aan de hand van het ene kenmerk kan je precies de waarde bepalen van de andere. Als r een waarde 0 heeft, dan is er geen enkele sprake van een lineaire relatie en zijn de kenmerken volstrekt onafhankelijk. Hoe relevant een gevonden correlatie is, moet wel nog statistisch getest worden. Dan kan via een t -test, een van de meest toegepaste statistische analyses.

Correlatie coëfficiënten spelen in de wetenschap een belangrijke rol. Je kan ze zelfs gebruiken als basis voor de afstandentabel voor verdere multivariate analyses. Met name in paleoecologisch onderzoek waarin faunalijsten worden vergeleken, geeft dat goede resultaten.

Bizons

Tot dusver de theorie. Maar hoe werken deze analyses nu in de praktijk. Als voorbeeld kijken we naar een studie waarbij gebruik is gemaakt van de metacarpus van verschillende *Bison* soorten. De metacarpus heeft een hoge fossilisatiekans, hoger dan enig ander botelement. Dit maakt de metacarpus bij uitstek geschikt voor vergelijkend onderzoek. Verder vertoont de metacarpus een duidelijk verschil tussen de seksen (Brugal, 1994, Schertz, 1936, Sher, 1997) en is er een relatie aangetoond tussen de vorm van de metacarpus en de habitat (Scott, 1985).

In dit voorbeeld kijken we naar de metacarpi van de volgende soorten:

- *Bison menneri* (vroeg Midden Pleistoceen, Untermaassfeld; Sher, 1997)
- *Bison priscus* (Laat Pleistoceen, Noordzee, collectie Naturalis niet gepubliceerd)
- *Bison bonasus* (recent, Polen, Empel & Roskosz, 1963)

Figuur 4 geeft de metingen weer zoals deze zijn gedaan aan de metacarpus van de verschillende *Bison* soorten. De gegevens voor *Bison menneri*

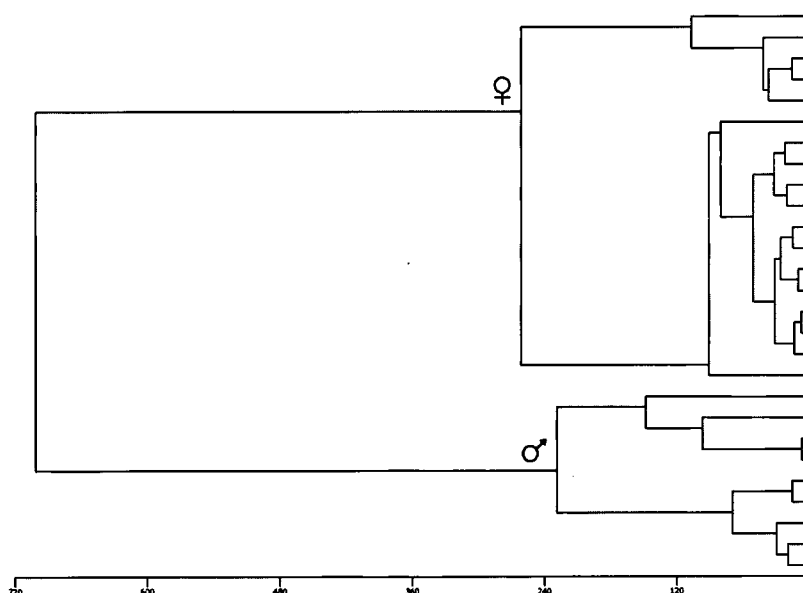


Fig 6 Dendrogram voor *Bison menneri* (afstand, methodiek; gegevens van Sher, 1997) met zes kenmerken. De seksen zijn oorspronkelijk door Sher vastgesteld. Methodiek WPGMA, afstand Squared Euclidean

Dendrogram for *Bison menneri* (distance, methodology and data from Sher, 1997) with six features. The sexes were originally determined by Sher. Methodology WPGMA, distance Squared Euclidean

komen uit literatuur, waarin meting 7 niet is meegenomen. Daarom kan deze maat niet gebruikt in de cluster analyse en PCA voor de volledige dataset. De achterliggende gegevens worden in dit artikel niet gegeven, maar wie daarin geïnteresseerd is kan ze opvragen bij de eerste auteur.

Resultaten en discussie

Cluster analyse

Allereerst is een clusteranalyse losgelaten op het materiaal van *Bison bonasus* (Figuur 5). Omdat het gaat om recent materiaal, zodat van elke metacarpus zowel de leeftijd als de sekse bekend zijn. Op deze manier krijgen we een goed beeld van de variatie binnen een *Bison* soort. Dat is belangrijk om de resultaten van *Bison menneri* en *Bison priscus* goed te kunnen interpreteren.

Bij een clusteranalyse ontstaan twee duidelijke groepen die precies overeen komen met de scheiding tussen de twee seksen. Op basis van de zeven kenmerken kan de seksuele dimorfie dus goed herkend worden. Op het eerste gezicht is het misschien raar dat we mannetjes en vrouwtjes aan de hand van het middenhandsbeen kunnen onderscheiden. Het is per slot van rekening niet het eerste secundaire geslachtkenmerk waar je aan zou denken. Stieren en koeien herken je eerder aan de zwaarder gebouwde hoorns van de

mannetjes. Dat klopt, maar dat kenmerk heeft direct gevolg voor de bouw van de hand. Omdat mannetjes van voren veel zwaarder gebouwd zijn dan vrouwtjes, moet het middenhandsbeen van stieren veel meer gewicht dragen. Zouden we dezelfde analyse uitvoeren aan de hand van middenvoetsbeenderen, dan zijn de verschillen tussen de seksen stuk kleiner. Er is ook een duidelijke variatie binnen elke sekse, waarbij de variatie bij de mannetjes behoorlijk groter is dan bij de vrouwtjes.

Vervolgens is een cluster analyse uitgevoerd op het materiaal van *Bison menneri*. Dit materiaal is van de Duitse vindplaats Untermassfeld, waar het in situ is gevonden. Het materiaal van deze vindplaats zou grotendeels tijdens één enkele overstroming bij elkaar gespoeld zijn (Kahlke, 2001). Hierdoor is de variatie in de tijd beperkt. Sher (1997) heeft de variatie in het materiaal geïnterpreteerd als seksuele dimorfie.

Ook in dit geval worden de twee seksen duidelijk onderscheiden, waarbij de afstand tussen de twee clusters vergelijkbaar is met die in *B. bonasus*. Opvallend is wel dat de variatie bij de vrouwtjes iets groter is dan bij de mannetjes. In hoeverre dit een correcte weerspiegeling is van de werkelijkheid of het gevolg is van het beschikbare materiaal kan niet worden gezegd. Het is namelijk duidelijk dat er veel minder mannelijke meta-

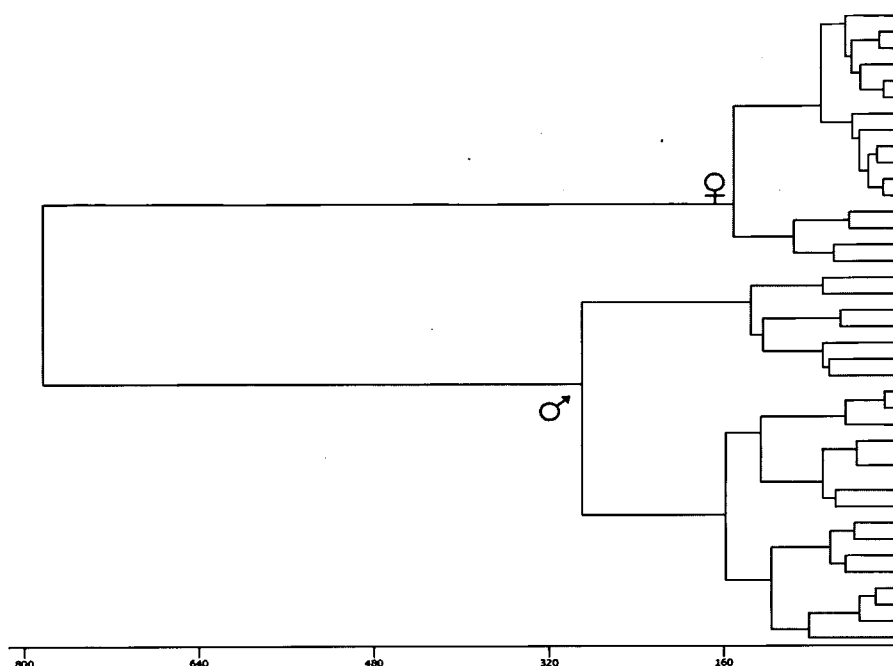


Fig 7 Dendrogram *Bison priscus* uit de Noordzee met zeven kenmerken. Methodiek WPGMA, afstand Squared Euclidean

Dendrogram for *Bison priscus* from the North Sea with seven features. Methodology WPGMA, distance Squared Euclidean

carpi aanwezig zijn, en dit zou ook de relatief geringe variatie kunnen verklaren.

Ook voor het materiaal uit de Noordzee is een cluster analyse uitgevoerd. Deze vondsten zijn gedetermineerd als *Bison priscus* en worden in het Weichselien geplaatst. Omdat het materiaal niet *in situ* is gevonden maar opgevist hebben we minder zekerheid over de tijdsspanne waarin het materiaal kan worden geplaatst. Dit zou een extra variatie kunnen introduceren.

Het dendrogram van *Bison priscus* vertoont opvallende gelijkenis met dat van *Bison bonasus*, zowel ten aanzien van het verschil tussen beide groepen als met betrekking tot de variatie binnen iedere groep. Daarom is de gevonden variatie geïnterpreteerd als seksuele dimorfie.

Afzonderlijke dendrogrammen geven dus een duidelijke groepering voor alle drie de soorten. Maar wat gebeurt er als we als we de gegevens van *Bison bonasus*, *B. menneri* en *B. priscus* samen nemen. Figuur 8 geeft een dendrogram van de totale dataset. Omdat we van *B. menneri* maar zes maten hebben, kunnen we in deze analyse dus alleen deze kenmerken meenemen.

Wat als eerste opvalt, is het zeer grote verschil tussen *Bison menneri* enerzijds en *Bison priscus* en *B. bonasus* anderzijds. Dit valt des te meer op

aangezien *Bison priscus* en *B. bonasus* een relatief gering verschil tonen. Dit verschil is blijkbaar zo klein dat een aantal metacarpi van *B. bonasus* mannetjes geclusterd wordt met *B. priscus* vrouwtjes. Uitgaande van deze zes maten, lijken deze mannetjes dus soms sterker op de vrouwtjes van de uitgestorven soort, dan op hun eigen soortgenoten.

Hier toont zich ook een beperking van de cluster analyse. De overeenkomstigheid in breedtematen is in dit geval zo groot dat een afwijking in lengte onvoldoende impact heeft op de analyse. Wat we met het oog kunnen zien, wordt in dit geval niet door de computer herkend. Domweg omdat de computer geen extra waarden geeft aan bepaalde kenmerken, maar de lengte net zo zwaar meetelt als alle breedtematen. Voor ons voorbeeld is dat niet zo erg. We herkennen direct het probleem. Maar je kan natuurlijk ook analyses hebben, waarin je niet direct inziet waarom er een andere clustering ontstaat dan dat je vooraf zou denken. Om een dergelijke zwakte van een bepaalde methodiek te ondervangen (hier dus de cluster analyse), worden doorgaans verschillende multivariate methodes gebruikt worden om een dataset te analyseren. Om meer vat te krijgen op de dataset van alle *Bison* soorten samen, kan een Principale Componenten Analyse uitkomst brengen.

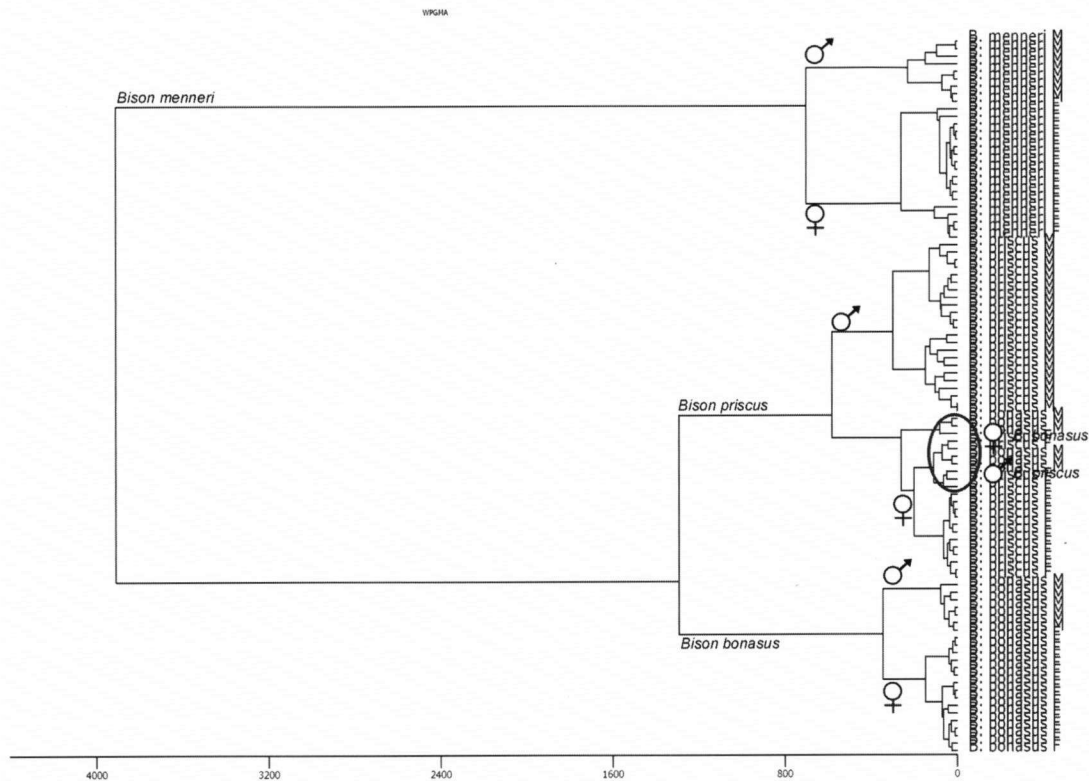


Fig 8 Dendrogram van *Bison menneri*, *B. priscus* en *B. bonasus* met zes kenmerken. Methodiek WPGMA, afstand Squared Euclidean

Dendrogram of *Bison menneri*, *B. priscus* and *B. bonasus* with six features. Methodology WPGMA, distance Squared Euclidean

Principale componenten analyse

Een principale componenten analyse op de gegevens van de drie *Bison* soorten geeft een zeer duidelijk beeld van de variatie. De eerste principale component verklaart 74% van de totale oorspronkelijke variatie, de 2^e principale component verklaart 17%. Gezamenlijk wordt dus 91% van de oorspronkelijke variatie door de eerste twee principale componenten verklaard. In Figuur 9 zien we de eerste en de tweede principale component tegen elkaar uitgezet. Zoals we al eerder opmerkten, lijkt zo'n figuur op een scatterdiagram, maar is het dat niet. De principale componenten representeren niet zoals in een scatter een enkel kenmerk, maar zijn samengesteld uit meerdere assen.

Uit de figuur wordt duidelijk dat de eerste principale component vooral is opgebouwd uit kenmerken die de seksuele variatie binnen elke soort weergeven. Mannetjes en vrouwtjes worden bij *Bison bonasus* en *B. menneri* zeer duidelijk onderscheiden.

Dit wordt ook duidelijk uit de samenstelling van de eerste principale component uit de oorspronkelijke metingen:

Meting	Lading
1	0,23
2	0,45
3	0,40
4	0,44
5	0,43
6	0,45

Met uitzondering van de lengte (meting 1) dragen alle andere kenmerken in vrijwel gelijke mate bij aan de samenstelling van PC1 waarbij de transversale kenmerken (Metingen 2, 4 en 6) een iets hogere bijdrage hebben in relatie tot de anteroposterieure kenmerken (Metingen 3 en 5). De lengte geeft voor mannetjes en vrouwtjes van dezelfde soort een vergelijkbare waarde, maar verschilt wel tussen de verschillende soorten. Terwijl de lengte nauwelijks meetelt in PC1, is het het dominante kenmerk van de tweede principale component met een bijdrage van 0,86; de overige kenmerken variëren van 0,10 tot 0,31. De

variatie langs de tweede principale component toont dan ook een duidelijk onderscheid van *B. bonasus* en *B. priscus* met *B. menneri*. We zien dus dat we via de PCA wel een scheiding tussen soorten krijgen, terwijl dat met enkel de clusteranalyse niet lukte. Bij de clusteranalyse werden alle kenmerken gelijk gewogen. Bij de PCA wordt verschillend gewicht gegeven aan de kenmerken in de verschillende principale componenten. De ene principale component benadrukt de kenmerken die verschillen geven tussen seksen, de andere die verschillen tussen soorten.

De grafiek van figuur 9 kan worden geïnterpreteerd als een combinatie van breedtematen langs de X-as met vooral de lengte langs de Y-as. Daaruit blijkt dat bij *Bison priscus* er sprake is van relatief zeer robuuste metacarpi, terwijl *B. menneri* relatief zeer slanke metacarpi bezit. *Bison bonasus* heeft bij een min of meer vergelijkbare lengte een relatief slanke metacarpus. Deze verschillen kunnen verklaard worden uit de habitat.

Volgens Scott (1985) hebben runderen in een open of grasland habitat relatief lange metacarpi in relatie tot hun lichaamsgewicht, terwijl soorten in een bergachtige habitat relatief korte middenhandsbeenderen hebben. Soorten in een bosachtige omgeving hebben een intermediaire lengte. *Bison menneri* zou wat dat betreft een soort van de open vlakten geweest zijn. *B. priscus*, die leefde op de mammoetsteppe, was echter zeker ook een rund van de open graslanden. De soort lijkt dus niet te voldoen aan het model van Scott. Mogelijk is dat omdat hier een ander effect ook meespeelt. Dieren die in een koude omgeving leven hebben baat bij meer gedrongen poten om hun warmteverlies tegen te gaan. Dat principe kennen we van de wolharige neushoorn, en speelt dus misschien ook een rol bij de relatief gedrongen bouw van de steppewisent.

De invloed van de breedtematen op de 1^e principale component kan worden geïnterpreteerd als seksuele dimorfie; die bij runderachtigen vooral duidelijk is in de voorhand (kop, schouders en voorpoten). Terwijl mannetjes een massieve

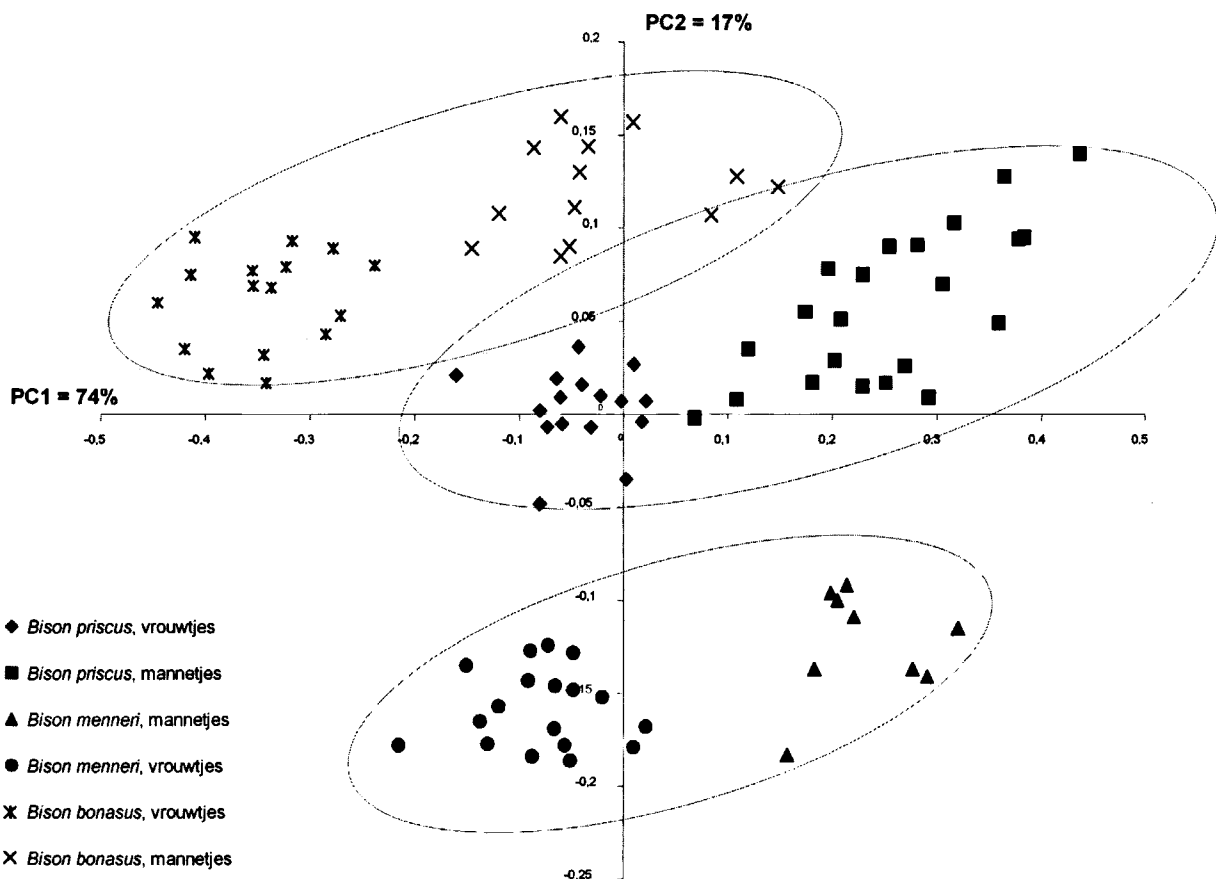


Fig 9 Grafiek van de 1e (X-as) en 2e (Y-as) principale component

Diagram of the first (X-axis) and the second (Y-axis) principal component

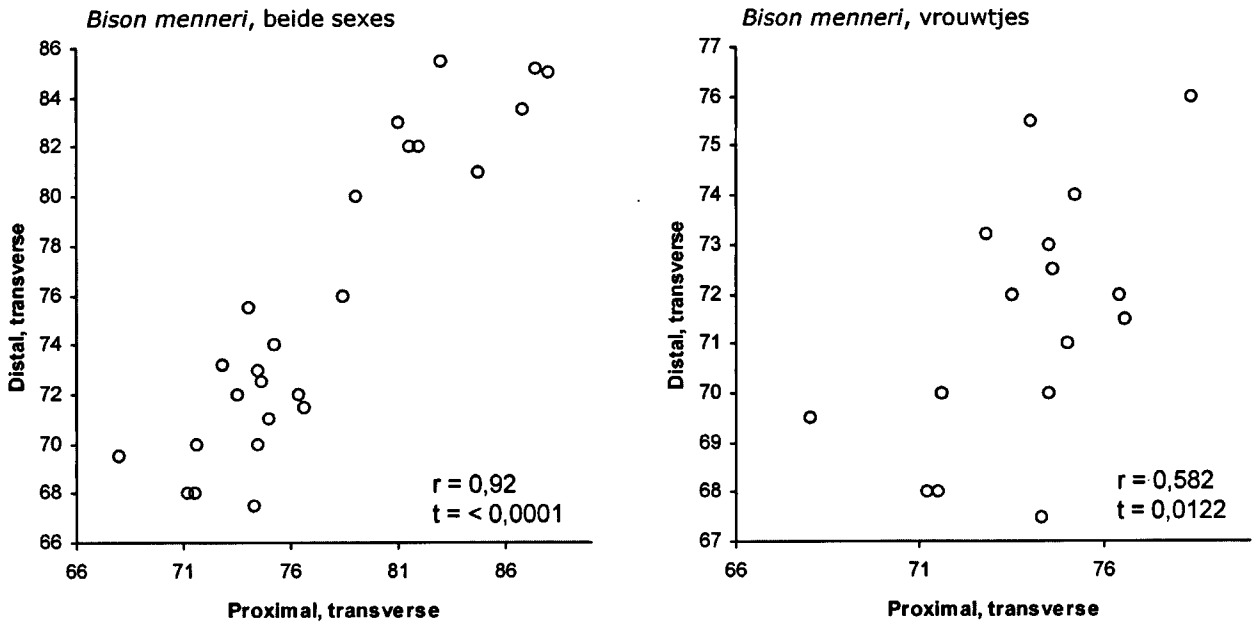


Fig 10 Correlatie tussen proximale en distale mediolaterale afmetingen bij *Bison menneri*. Links voor beide seksen, rechts alleen voor de vrouwtjes

Correlation between proximal and distal mediolateral distances for *Bison menneri*. To the left for both sexes, to the right for the females only

hoofd- en schouderpartij hebben, zijn vrouwtjes hier relatief slank. De oorzaak hiervan kan gevonden worden in de gevechten die mannetjes leveren om de gunsten van de koeien.

Polygyny (veelwijverij) heeft een duidelijke en wederkerige relatie met morfologisch zichtbare seksuele dimorfie bij zoogdieren. Extreme polygyny leidt tot extreme seksuele dimorfie; waarschijnlijk vanwege de daardoor noodzakelijke gevechten om dominantie tussen mannetjes. Dit is het geval bij de hedendaagse bison; de seksuele dimorfie bij *Bison bonasus* is duidelijk zichtbaar in het botmateriaal.

Aangezien zowel *Bison priscus* als *Bison menneri* een duidelijk verschil tussen de seksen tonen, lijkt het reëel dat ook voor deze soorten extreme polygyny mag worden verondersteld. Op zich zou dat ook een verklaring kunnen geven voor het geringe aantal mannetjes in Untermassfeld. De meeste botten op deze vindplaats zouden afkomstig zijn van één enkele grote overstroming. Als de vondsten van *Bison* afkomstig zijn van een en dezelfde kudde, zou je inderdaad verwachten dat vooral de kadavers van koeien bijeengespoeld zijn. Het hogere aantal mannetjes

in het Noordzeemateriaal heeft volgens ons een tafonomische oorzaak. Door hun zwaardere bouw fossiliseren deze botten gemakkelijker, en vallen ze bij vissers eerder op dan de metacarpen van vrouwtjes.

De invloed van seksuele dimorfie is ook zichtbaar te maken via de correlatie coëfficiënt. Als we de metacarpen van beide seksen van *Bison menneri* gebruiken is er een zeer hoge en statistisch significante correlatie tussen de mediolaterale afmetingen; bijvoorbeeld proximaal en distaal (zie figuur 10, links). Dat betekent dat als een onderdeel van een bot zwaar gebouwd is, de andere maten ook een hoge waarde geven. We hebben dan namelijk het bot van een stier te pakken. Bij koeien zijn alle maten (m.u.v. de lengte) relatief laag.

Wanneer we dezelfde correlatie coëfficiënt berekenen voor alleen de vrouwelijke middenhandsbeenderen, zien we een veel lagere correlatie met een lagere significantie (zie figuur 10, rechts). Hierdoor is duidelijk dat de variatie binnen iedere sekse behoorlijk groot is. Individuele verschillen als gevolg van leeftijd, ecologische

omstandigheden en genetische variatie krijgen dan de overhand.

Tot slot

In ons voorbeeld konden we met behulp van multivariate technieken komen tot een objectieve analyse van de verschillen in de metacarpen van verschillende soorten *Bison*. Eén ding willen we echter benadrukken: multivariate technieken zijn geen vervanging van goed morfologisch onderzoek, ze zijn slechts een hulpmiddel. Een gedegen kennis van de morfologie is een vereiste om in eerste instantie tot een goede determinatie te kunnen komen. En de resultaten van multivariate analyses dienen ook weer altijd aan het oorspronkelijke materiaal getoetst te worden op relevantie. Verder is natuurlijk altijd de interpretatie van de gegevens een subjectief gegeven. De analyses laten alleen zien dat er verschillen zijn. Of die geïnterpreteerd moeten worden als seksuele dimorfie of als soortverschil, is aan de wetenschapper. In het geval van runderen komt het regelmatig voor dat aan de bouw van de metacarpi meerdere soorten worden onderscheiden. Dergelijke 'soorten' worden dan ook nog een bevestigd door andere kenmerken, zoals zwaarder of minder zwaar gebouwde hoorns. Als u ons verhaal goed begrepen heeft, weet u nu ook welk type hoorn hoort bij de 'soort' met de robuuste middenhandsbeenderen.

Binnen de paleontologie weten we nog verrassend weinig van de aard en omvang van de variatie binnen veel voorkomende soorten als mammoet, wolharige neushoorn, bizon en paard. Tegelijkertijd is er binnen de verschillende publieke en particuliere Nederlandse collecties een enorme hoeveelheid fossiel materiaal van deze soorten beschikbaar. Door van een aantal soorten veel voorkomende botelementen op te meten en te analyseren kan deze variatie in kaart gebracht worden. Zo zouden de collecties van WPZ-leden als totaal gebruikt kunnen worden om meer te leren over de variatie binnen Pleistocene zoogdieren.

Literatuur

- Brugal, J. P., 1994. Le bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pleistocene moyen ancien de Durfort (Gard, France). Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturelle 16, section C (2-4): 349-381.
- Empel, W. & T. Roskosz, 1963. Das Skelett der Gliedmassen des Wisents, *Bison bonasus* Linnaeus 1758. Acta Theriologica 7 (13): 259-300.
- Kahlke, R.-D., 2001. Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermassfeld. Zusammenfassung des Kenntnisstandes sowie synthetische Betrachtungen zu Genesemodell, Paläoökologie und Stratigraphie. In: Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 3: 931-1030.
- Schertz, E., 1936. Der Geschlechtsunterschied an Metapodien von *Bison*. Senckenbergiana 18 (11-6): 357-38.
- Scott, K.M., 1985 Allometric trends and locomotor adaptations in the Bovidae. Bulletin of the American Museum of Natural History 179 (2): 197-288.
- Sher, A. V., 1997. An Early Quaternary Bison population from Untermassfeld: *Bison menneri* sp. nov.. In: Kahlke, R.D. (red.). Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen): 101 - 180.

Adressen van de auteurs

Marc Drees
marcdrees@planet.nl

Lars van den Hoek Ostende
Nationaal Natuurhistorisch Museum, Naturalis
Postbus 9517
2300 RA Leiden
hoek@naturalis.nl