

УДК 591.492.36+591.3+591.471.433:599.32

МОДУЛЬНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ КОМПЛЕКСНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР У ГРЫЗУНОВ НА ПРИМЕРЕ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*, ARVICOLINAE, RODENTIA)

© 2014 г. Л. Э. Ялковская, А. В. Бородин, М. А. Фоминых

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, 8 Марта, 202
e-mail: lida@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 15.10.2013 г.

На примере нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) продемонстрирована целесообразность модульного подхода при оценке величины флуктуирующей асимметрии (ФА) комплексных морфологических структур. С помощью метода геометрической морфометрии оценена ФА формы двух отделов (модулей) нижней челюсти, выделяемых на основании их морфофункциональных особенностей, и выявлены различия как по ФА отдельных меток, так и по интегральным показателям асимметрии. Независимо от года исследования, пола и возраста особей наиболее асимметричным является задний отдел, включающий заднюю часть нижнечелюстной дуги и отростки, наименее – передний отдел, включающий диастемную область. Полученные результаты свидетельствуют о том, что модульность комплексных морфологических структур следует учитывать при анализе ФА.

Флуктуирующая асимметрия (ФА) – одна из форм билатеральной асимметрии, характеризующаяся незначительными ненаправленными различиями в проявлении признака на правой и левой стороне, широко используется как показатель онтогенетической нестабильности (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 2003). Тем не менее взгляды на природу ФА и факторы, влияющие на ее величину, довольно противоречивы. Увеличение уровней ФА, как правило, связывают со стрессующим воздействием как генетических факторов, так и условий окружающей среды, в том числе и антропогенным влиянием (Clarke, 1995; Møller, Swaddle, 1997; Hoffmann, Woods, 2003). Так, например, у мелких млекопитающих выявлено повышение ФА в ответ на техногенное воздействие (Pankakoski et al., 1992; Oleksyk et al., 2004; Veličković, 2004). Однако в ряде других работ связи ФА с уровнем техногенного стресса отмечено не было (Owen, McVee, 1990; Васильев и др., 1996; Гилёва и др., 2007). При исследовании изменений ФА с возрастом получены данные как об увеличении ее уровней в ходе постнатального онтогенеза (Hallgrímsson, 1998), так и об отсутствии связи с возрастом (Pankakoski, 1985)

и даже об обратной зависимости (Hallgrímsson et al., 2003). Принято считать, что связь онтогенетической нестабильности с компонентами приспособленности имеет отрицательный характер (Thornhill et al., 1999; Badyaev et al., 2000), однако такая связь наблюдается не всегда (Leung, Forbes, 1996; Clark, 1998).

Противоречивость результатов может быть отчасти связана с не всегда строгим методическим подходом к изучению онтогенетической нестабильности (Palmer, Strobeck, 2003). Так, анализ ФА по одному признаку дает ограниченную информацию о лежащей в основе онтогенетической нестабильности, поскольку различие между сторонами оценивает дисперсию (ФА оценивает не среднее, а именно дисперсию различий между сторонами) с одной степенью свободы, что уменьшает статистическую мощность (Palmer, 1994). Увеличить надежность оценок нестабильности развития для каждого индивидуума позволяет комбинирование информации по нескольким признакам, поскольку каждый новый признак дает дополнительную степень свободы (Palmer, 1994). Однако при анализе онтогенетической нестабильности, основанном на множественных

признаках, следует учитывать осложняющие эффекты различий в их размерах, особенно в случае метрических признаков (Palmer, Strobeck, 2003). В этой связи многообещающим подходом к изучению ФА является использование геометрической морфометрии (Klingenberg, McIntyre, 1998; Павлинов, Микешина, 2002). Такой подход основан на многомерном анализе координат точек (landmarks), расставляемых в соответствии с определенными правилами на поверхности морфологического объекта, что позволяет проводить интегральную оценку онтогенетической неустойчивости по форме морфологических структур, при этом элиминируются различия в размерах, которые способны влиять на результаты анализа ФА.

С другой стороны, морфологические структуры, как правило, представляют собой сложные системы – объединяют несколько отделов (модулей), отличающихся последовательностью и скоростью развития или выполняемыми функциями (Atchley, Hall, 1991; Klingenberg et al., 2003). Эти различия могут отражаться и на стабилизированности онтогенеза каждого из отделов, а следовательно, и на значениях ФА. В этом случае при оценке ФА сложной морфологической структуры в целом интегральная величина ФА может определяться в первую очередь тем, к какому из составляющих ее отделов относится большинство выбранных признаков.

В этой связи был предложен подход, основанный на выделении модулей (modules) по морфофункциональным особенностям и по степени взаимодействия составляющих их признаков (Atchley, Hall, 1991; Klingenberg et al., 2003). Такой подход возможен и в тех случаях, когда структура не может быть разделена на отделы по очевидным объективным критериям (как, например, швы между костями черепа). Примером может служить нижняя челюсть грызунов, являющаяся одним из модельных объектов при изучении степени морфологической дифференциации таксонов и популяций, а также при исследовании онтогенетической неустойчивости. Формально она представлена парной костью, имеющей правую и левую ветви. Но как с функциональной точки зрения, так и с позиции последовательности ее развития каждая из двух ветвей состоит из нескольких отделов (Atchley, Hall, 1991). В ряде работ, выполненных на лабораторных мышах (Leamy, 1993; Klingenberg et al., 2001, 2003), была продемонстрирована правомерность выделения при исследовании ФА нижней челюсти как минимум двух морфофункциональных модулей: переднего отдела или области диастемы и заднего

отдела, включающего часть нижнечелюстной дуги и отростки.

Цель работы – оценить перспективность модульного подхода, позволяющего исследовать онтогенетическую неустойчивость сложных морфологических структур с учетом особенностей их развития и испытываемых функциональных нагрузок, для анализа ФА у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки.

Использование модульного подхода позволит выделить в ФА компоненту, обусловленную онтогенетической и морфофункциональной спецификой каждого из отделов, составляющих сложную структуру, что очень важно в связи с широким использованием анализа ФА для решения не только теоретических, но и прикладных задач по изучению антропогенного влияния на экосистемы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на 83 особях рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) из природной популяции с территории Среднего Урала (57°15' с.ш., 58°44' в.д.), отловленных в 2000 и 2002 гг. (57 и 26 особей соответственно). Изучаемые выборки включали самцов и самок. Характеристика места обитания и методика отлова животных подробно описаны в работе Э.А. Гилёвой с соавторами (2006).

Для минимизации вклада возрастной изменчивости в значения ФА из работы были исключены очень молодые и очень старые экземпляры. Относительный возраст животного определялся по степени выраженности альвеолярного бугорка второго верхнего моляра в устье сфеноорбитальной щели (Разоренова, 1952). Правомерность использования возрастных групп, выделяемых на основании изменений структур черепа и зубной системы, при морфологических исследованиях рода *Clethrionomys* была продемонстрирована ранее (Фоминых, 2011). Таким образом, в анализ были включены животные первого и второго класса зрелости черепа, за исключением очень молодых особей с неполностью прорезавшимися молярами, жевательная поверхность которых не сформирована или несет черты так называемой ювенильной складчатости (Бородин, 2009).

В работе использовали оцифрованные изображения лингвальной стороны правой и левой ветвей нижней челюсти (разделение в симфизальной области), полученные с помощью цифровой камеры Nikon Coolpix 4500 через окуляр микроскопа “Carl Zeiss” Stemi 2000–С при постоянном увеличении ($\times 6.5$). При оцифровке положение

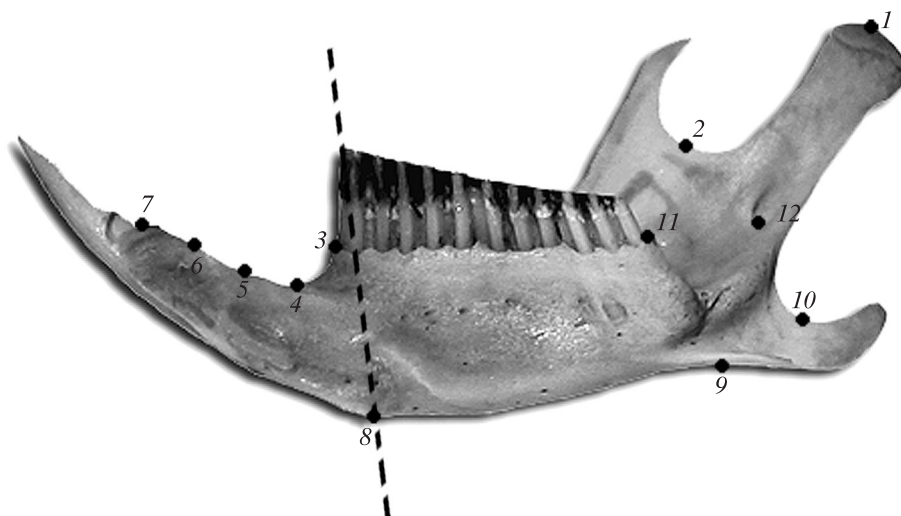


Рис. 1. Схема расположения меток на нижней челюсти *Cl. glareolus* (пунктирной линией обозначена граница между отделами): 1 – точка на вершине суставной поверхности сочленовного отростка наиболее удаленная от нижнечелюстного отверстия; 2 – точка на вершине вогнутой кривой, образованной соединением венечного и сочленовного отростков (передне-вентральная точка нижнечелюстной вырезки); 3 – точка на передне-верхнем крае альвеолы первого нижнего моляра ($/m1$); 4, 5, 6 являются полуметками, описывающими геометрию диастемы челюсти, и располагаются на равном расстоянии между метками 3 и 7; 7 – точка на передне-верхнем крае альвеолы резца; 8 – точка на нижнем крае симфизального бугорка; 9 – точка на вершине выпуклой кривой, образованной телом челюсти и угловым отростком; 10 – точка на вершине вогнутой кривой, образованной угловым отростком; 11 – точка на задне-верхнем крае альвеолы третьего нижнего моляра ($/m3$); 12 – точка на нижнем крае нижнечелюстного отверстия

нижней челюсти было строго определено. Каждая ветвь челюсти выставлялась отдельно так, чтобы весь зубной ряд был параллелен столику и объективу стереомикроскопа. Челюсти располагались по одной в кадре по центральной оси, что позволяет минимизировать искажение объекта. Оцифровку проводили дважды при одних и тех же условиях и настройках фотокамеры. Во время повторной съемки каждая челюсть выставлялась заново.

Расстановку меток на правой и левой стороне челюсти проводили дважды для каждой оцифровки в программе TpsDig (Rohlf, 2003a), т.е. при расчетах величины асимметрии координата каждой метки вычислялась на основе четырех значений. Оцифровка нижних челюстей и расстановка меток выполнены одним исследователем.

Анализ ФА формы нижней челюсти проведен на основании прокрустовых x и y координат 12 меток. При расстановке меток следовали четким критериям их местоположения на челюсти (рис. 1).

При разделении нижней челюсти на два отдела остается нерешенным вопрос о местоположении границы между ними. Так, если считать, что основанием диастемной области является, с одной стороны, передний край альвеолы нижнего зубного ряда, а с другой – симфизальный бугорок,

то обе эти точки необходимо относить к переднему отделу (Klingenberg et al., 2001, 2003). Однако симфизальный бугорок, так же как отростки, является местом прикрепления мускулатуры (в частности двубрюшинного мускула, отвечающего за отведение челюсти и открывание рта) и с морфофункциональной точки зрения относится к заднему отделу (Leamy, 1993). При проведении нашей работы симфизальный бугорок (метка 8, рис. 1) был включен в оба отдела нижней челюсти. В результате метки 3–8 описывали форму переднего отдела – диастемной области (I отдел), а метки 1, 2, 8–12 – заднего отдела – нижнечелюстной дуги и отростков (II отдел).

Величина ФА рассчитывалась на основании значений прокрустовых координат меток, представляющих собой разность между координатами меток эталона (эталонная конфигурация вычисляется как средняя) и соответствующих меток конфигураций, полученных после процедуры прокрустова совмещения (Bookstein, 1991; Klingenberg, McIntyre, 1998; Павлинов, Микешина, 2002). Определение прокрустовых координат проводили одновременно по всем четырем повторным измерениям (два для каждой оцифровки) в программе TpsRelw (Rohlf, 2003b). Первоначально метки левой и правой сторон нижней челюсти были приведены к общей конфигурации путем зеркального отображения одной из сторон.

Далее с использованием метода наименьших квадратов были минимизированы различия между всеми формами по всем меткам путем оптимального совмещения центроидных размеров. В результате прокрустова совмещения были устранены отличия конфигураций меток, обусловленные разным размером нижних челюстей и их положением при оцифровке.

Дальнейший анализ проводили с использованием прокрустова ANOVA (Klingenberg, McIntyre, 1998), выполненного для обеих прокрустовых координат каждой метки. В основе анализа – результаты двухфакторного дисперсионного анализа (смешанная модель: “сторона” – фиксированный, “особь” – случайный фактор, повторные измерения – наблюдения в ячейке плана), рекомендованного Палмером и Стробеком (Palmer, 1994; Palmer, Strobeck, 2003) для оценки значимости направленной асимметрии, ФА и ошибки измерения. Суммы квадратов, вычисленные для x и y координат, суммировали как по всем меткам, так и отдельно для двух отделов нижней челюсти, получая прокрустову сумму квадратов для каждого эффекта (сторона, особь, взаимодействие “сторона×особь” и ошибка). Степени свободы для прокрустова ANOVA вычисляли, умножая степени свободы каждого эффекта на удвоенное число используемых при суммировании меток минус четыре (общее количество суммируемых координат минус четыре на процедуру прокрустова совмещения). Рассчитывали средний квадрат для каждого эффекта путем деления прокрустовой суммы квадратов на соответствующее число степеней свободы. Вычисленные средние квадраты и степени свободы использовали для проверки статистической значимости эффектов с помощью F-критерия, при этом средний квадрат взаимодействия использовали для расчета значимости эффектов факторов сторона и особь, а средний квадрат ошибки – для расчета значимости эффекта взаимодействия. О наличии направленной асимметрии судили по значимости эффекта фактора сторона. Значимость эффекта взаимодействия факторов свидетельствовала о наличии ФА, превосходящей ошибку измерения (Palmer, 1994).

После процедуры прокрустова совмещения каждая метка содержит информацию о ФА (Palmer, Strobeck, 2003). Связь между величиной ФА отдельных меток (значения прокрустовых координат повторных измерений усреднены), рассчитанной для каждой особи согласно формуле (Klingenberg, McIntyre, 1998):

$$\text{ФА} = \sqrt{(R_x - L_x)^2 + (R_y - L_y)^2},$$

где R_x и R_y – значение координат метки правой, а L_x и L_y – левой ветвей нижней челюсти, была оценена с использованием факторного анализа (метод главных компонент).

Интегральными показателями ФА формы переднего и заднего отделов нижней челюсти служила величина индекса ФА18 (Palmer, Strobeck, 2003) и индекса ФА_{Klingenberg} (Klingenberg, McIntyre, 1998), позволяющего исключить влияние на оценки ФА направленной асимметрии, значимость которой продемонстрирована в работах по изучению асимметрии формы нижней челюсти грызунов (Leamy et al., 2001; Klingenberg et al., 2003).

Проверка на нормальность распределения индексов ФА18 и ФА_{Klingenberg} переднего и заднего отделов нижней челюсти методом Колмогорова – Смирнова (рекомендованного для небольших выборок (Palmer, 1994)) показала отсутствие антиасимметрии ($p \geq 0.20$).

Для статистической обработки результатов использовали пакет прикладных программ Statistica 6.0 для Windows. При проверке статистических гипотез был принят 5%-ный уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе ФА важно убедиться, насколько получаемые результаты обусловлены именно нестабильностью развития, а не другими типами билатеральной асимметрии (например, направленной асимметрией) или ошибкой измерения. Это было сделано в ходе прокрустова ANOVA (Klingenberg, McIntyre, 1998), проведенного как для всей совокупности меток, описывающих форму нижней челюсти рыжей полевки, так и отдельно для каждой группы меток, описывающих форму каждого из двух отделов. Эффекты обоих факторов и их взаимодействие были значимы (табл. 1), что свидетельствует о высокой индивидуальной изменчивости уровня асимметрии (фактор особь), наличии направленной асимметрии (фактор сторона) и о значимости ФА по сравнению с ошибкой измерения (взаимодействие сторона×особь).

Результаты прокрустова ANOVA указывают на то, что получаемые оценки онтогенетической нестабильности определяются как флуктуирующей, так и направленной асимметрией. Незначительность ошибки измерения по сравнению с величиной ФА свидетельствует о достаточной точности при повторных расстановках меток.

Рассчитанные значения ФА меток заднего отдела нижней челюсти в целом были выше, чем ФА меток переднего отдела (табл. 2). Исключение

Таблица 1. Результаты прокрустового ANOVA, проведенного для всей совокупности меток, описывающих форму нижней челюсти, и отдельно для каждой группы меток, описывающих форму двух отделов

Фактор	df	SS	MS	F	p
Для всей нижней челюсти					
Особь	1640	0.820	0.5×10^{-3}	6.36	<0.0001
Сторона	20	0.206	10.3×10^{-3}	131.05	<0.0001
Взаимодействие факторов	1640	0.129	7.9×10^{-5}	4.59	<0.0001
Ошибка	9960	0.171	1.7×10^{-5}		
I отдел					
Особь	656	0.191	2.9×10^{-3}	4.31	<0.0001
Сторона	8	0.040	49.0×10^{-3}	73.71	<0.0001
Взаимодействие факторов	656	0.044	6.8×10^{-5}	5.33	<0.0001
Ошибка	3984	0.050	1.3×10^{-5}		
II отдел					
Особь	820	0.629	7.7×10^{-3}	7.43	<0.0001
Сторона	10	0.166	16.6×10^{-3}	161.18	<0.0001
Взаимодействие факторов	820	0.085	1.0×10^{-3}	4.28	<0.0001
Ошибка	4980	0.120	2.4×10^{-5}		

Примечание. df – число степеней свободы; SS – сумма квадратов; MS – средний квадрат; F – критерий Фишера; p – уровень значимости.

Таблица 2. Средние значения флуктуирующей асимметрии (ФА) для 12 меток нижней челюсти *Cl. glareolus*

Отделы	I					II						Метка 8
	3	4	5	6	7	1	2	9	10	11	12	
ФА ($\times 10^{-4}$)	92.0	43.9	45.9	64.3	58.7	97.4	156.4	150.9	112.0	173.7	71.9	144.1

составила метка 12 (нижний край нижнечелюстного отверстия), но и ее ФА превосходит значения для всех меток переднего отдела, кроме метки 3 (передне-верхний край альвеолы /m1). Метка 8 (нижний край симфизияльного бугорка), которая относится к обоим отделам нижней челюсти, по значениям ФА ближе к заднему отделу.

Для выявления связи между величиной ФА отдельных меток был проведен факторный анализ (метод главных компонент), в результате которого было выделено (критерий собственных чисел (Ким, Мьюллер, 1989)) пять главных компонент (ГК), объясняющих 68% общей дисперсии (табл. 3).

Анализ вкладов значений ФА меток показал, что первая ГК (25% общей дисперсии) отражает наличие общей асимметрии нижней челюсти, прослеживаемой по всем меткам – значения всех

вкладов имеют один знак (все положительные). Во вторую ГК (16% общей дисперсии) показатели асимметрии меток первого и второго отделов вносят вклад противоположный по знаку (отрицательный и положительный соответственно). Исключение составляет метка 6 диастемной области, вклад которой во вторую ГК имеет положительный знак, в отличие от знака вкладов других меток этого отдела. Метка 8, которая отнесена нами одновременно к обоим отделам, имеет тот же знак, что и метки второго отдела, но ее вклад во вторую ГК незначителен. В третью ГК (10% общей дисперсии) наибольший вклад с одним и тем же знаком вносят метки 1, 11 (задний отдел) и метка 3 (передний отдел). По четвертой ГК (9% дисперсии) выделяются метки 10 и 12 заднего отдела, по пятой ГК (8% дисперсии) – также метка 12.

Таблица 3. Результаты факторного анализа (метод главных компонент) ФА 12 меток, описывающих форму нижней челюсти *Cl. glareolus*

№ метки	Главные компоненты				
	1	2	3	4	5
1	0.50	0.39	0.47	0.14	-0.26
2	0.29	0.49	-0.08	0.19	0.36
3	0.38	-0.60	0.51	-0.05	0.32
4	0.59	-0.64	0.19	0.20	0.10
5	0.67	-0.42	-0.16	0.26	-0.28
6	0.65	0.26	-0.34	0.23	-0.37
7	0.57	-0.02	-0.33	0.00	0.05
8	0.49	0.14	-0.22	-0.02	0.27
9	0.66	0.03	-0.12	-0.36	0.11
10	0.46	0.24	-0.02	-0.62	0.24
11	0.25	0.62	0.46	0.35	0.22
12	0.23	0.14	0.38	-0.44	-0.55
Собственные числа	3.03	1.89	1.20	1.06	1.02
Доля объясненной дисперсии, %	25	16	10	9	8

Таким образом, комплексное строение нижней челюсти рыжей полевки отражается на связи значений ФА отдельных меток. Согласно их факторным нагрузкам на первую и вторую ГК (основная доля объясненной дисперсии), наибольшая корреляция прослеживается между ФА меток внутри каждого отдела челюсти, в то время как показатели асимметрии меток, относящихся к разным отделам, связаны относительно слабо. Сходные результаты были получены при анализе ФА линейных характеристик нижней челюсти домовых мышей (Leamy, 1993), когда метод главных компонент показал, что среди девяти измеренных признаков наиболее скоррелированы были значения ФА признаков внутри диастемной области и заднего отдела (четыре и пять признаков соответственно). Хотя сами рассматриваемые отделы неоднородны по морфогенетической структуре (Atchley, Hall, 1991), о чем свидетельствуют факторные нагрузки значений ФА отдельных меток в третью-пятую ГК (табл. 3). Тем не менее разделение нижней челюсти грызунов на передний и задний отделы при оценке уровней онтогенетической нестабильности представляется вполне обоснованным и целесообразным.

Для интегральных показателей асимметрии – ФА₁₈ и ФА_{Кlingenberg} двух отделов нижней челюсти был проведен дисперсионный

анализ с фиксированными факторами “год отлова”, “пол”, “возраст” и “отдел” (ФА модулей рассматривались как повторные наблюдения). В обоих вариантах анализа эффекты факторов год отлова, пол и возраст оказались незначимы, в отличие от фактора отдел (табл. 4).

Величины обоих интегральных показателей ФА второго отдела более чем в 1.5 раза превосходили значения показателей ФА диастемной области. Обнаруженные различия не зависели от года отлова, пола и возраста рыжих полевок (рис. 2).

В результате использованного модульного подхода выявлены различия по величине ФА двух отделов нижней челюсти рыжей полевки, выделяемых на основании онтогенетических и морфофункциональных различий, а также по степени скоррелированности ФА отдельных меток, составляющих эти отделы. Независимо от года отлова (различия в средовых факторах), пола и возраста особей наиболее стабилизированным отделом является область диастемы по сравнению с областью нижнечелюстной дуги и отростков. Нашими исследованиями было показано, что обнаруженные различия сохраняются и в условиях интенсивного техногенного воздействия (Фоминых, Ялковская, 2009), при этом носят не только количественный, но и качественный характер – индикатором стресса являлась ФА второго отдела.

Таким образом, для получения корректных оценок онтогенетической нестабильности сложных морфологических структур на основе анализа индексов ФА недостаточно использовать признаки только одного из составляющих ее отделов, поскольку такая характеристика не будет отражать реальную картину процессов онтогенеза. Кроме того, показатели ФА разных отделов должны анализироваться в сопоставлении, а не в совокупности, поскольку они могут нести разную информационную нагрузку.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение модульного подхода, позволяющего проводить оценку онтогенетической нестабильности сложных морфологических структур с учетом особенностей их развития и испытываемых функциональных нагрузок, при исследовании ФА формы нижней челюсти *Cl. glareolus* выявило различия между двумя ее отделами по значениям ФА как отдельных меток, так и интегральных показателей ФА их формы. Отсутствие различий ФА у полевок разных возрастных классов позволяет предположить, что повышенная

Таблица 4. Результаты четырехфакторного дисперсионного анализа интегральных показателей ФА формы нижней челюсти *Cl. glareolus*

Показатель	Фактор	df эффекта	MS эффекта	df ошибки	MS ошибки	F	p
ФА18	Год отлова	1	0.00009	75	0.00007	1.36	0.246
	Пол	1	0.00007	75	0.00007	1.12	0.294
	Возраст	1	0.00019	75	0.00007	2.84	0.096
	Отдел	1	0.00314	75	0.00003	125.84	<0.001
ФА _{Klingenberg}	Год отлова	1	0.000001	75	0.00003	0.03	0.853
	Пол	1	0.00004	75	0.00003	1.47	0.229
	Возраст	1	0.00002	75	0.00003	0.61	0.439
	Отдел	1	0.00048	75	0.000009	51.13	<0.001

Примечание. Эффекты взаимодействий факторов незначимы.

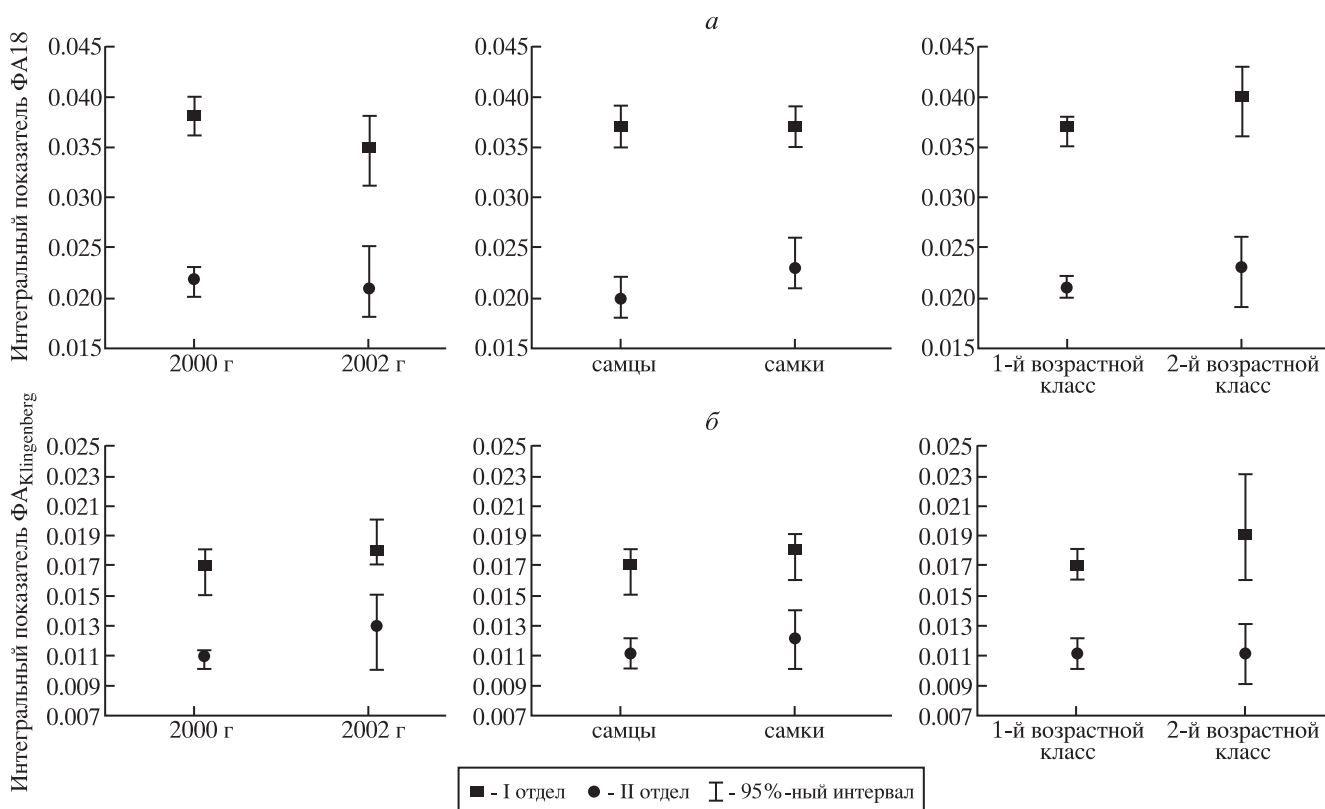


Рис. 2. Средние значения интегральных показателей (ФА18 – а; ФА_{Klingenberg} – б) формы двух отделов нижней челюсти *Cl glareolus* в зависимости от года отлова, пола и возраста животных.

нестабильность структур заднего отдела определяется скорее всего не продолжительностью функциональной нагрузки, а особенностями развития нижней челюсти, в частности взаимовлиянием костной и мышечной тканей в ходе пренатального развития (Atchley, Hall, 1991). Однако это заключение требует специального исследования с включением в анализ животных всех возрастных групп.

Выявленные различия между отделами нижней челюсти по значениям ФА свидетельствуют о целесообразности модульного подхода при оценке уровней онтогенетической нестабильности. Прежде чем говорить о ФА как о показателе стрессированности, важно минимизировать влияние на результаты анализа искажающего действия различий в размерах измеряемых объектов и признаков, аллометрических зависимостей и неравномерности развития исследуемых морфологических структур. Это может быть достигнуто при использовании предложенного подхода: метод геометрической морфометрии нивелирует различия в размерах, грация по возрастной принадлежности учитывает аллометрические зависимости, выделение модулей позволяет оценить ФА с учетом морфофункциональных особенностей строения изучаемых структур.

Авторы выражают искреннюю благодарность канд. биол. наук Е.А. Марковой и канд. биол. наук С.В. Зыкову (Институт экологии растений и животных УрО РАН) за участие в обсуждении результатов работы.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 14-04-00614, 13-04-00847) и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность) http://lib.ipae.uran.ru/key_arvicolinae.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н., 1996. Фенетический мониторинг красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. № 2. С. 117–124.
- Гилёва Э.А., Ракитин С.Б., Чепраков М.И., 2006. Генетическая нестабильность у рыжей полевки: популяционно-экологические аспекты // Экология. № 4. С. 301–307.
- Гилёва Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кшняев И.А., 2007. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 3. С. 221–230.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). М.: Наука. 216 с.
- Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., 1989. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. С. 5–77.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Разоренова А.П., 1952. Возрастная изменчивость рыжих полевок (*Clethrionomys*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 57. Вып. 5. С. 25–29.
- Фоминых М.А., 2011. Изменчивость краниальных и одонтологических признаков лесных полевок (род *Clethrionomys*) Урала: Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 20 с.
- Фоминых М.А., Ялковская Л.Э., 2009. Онтогенетическая нестабильность у рыжей полевки из популяций Среднего Урала при разных уровнях загрязнения среды тяжелыми металлами // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее). Материалы конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апреля 2009 г. Екатеринбург: Гощицкий. С. 239–245.
- Atchley W.R., Hall B.K., 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures // Biol. Rev. V. 66. P. 101–157.
- Badyaev A.V., Foresman K.R., Fernandes M.V., 2000. Stress and developmental stability: vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews // Ecology. V. 81. P. 336–345.
- Bookstein F.L., 1991. Morphological tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 198 p.
- Clarke G.M., 1995. Relationships between development stability and fitness: application for conservation biology // Conserv. Biol. V. 9. P. 18–24.
- Clark G.M., 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear // Am. Nat. V. 152. P. 762–766.
- Hallgrímsson B., 1998. Fluctuating Asymmetry in the Mammalian Skeleton: Evolutionary and Ontogenetic Implications // Evol. Biol. V. 30. P. 187–251.
- Hallgrímsson B., Miyake T., Wilmore K., Hall B.K., 2003. Embryological origins of developmental stability: size, shape and fluctuating asymmetry in prenatal random bred mice // J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol. V. 296. P. 40–57.
- Hoffmann A.A., Woods R.E., 2003. Associating environmental stress with developmental stability: problems and patterns // Developmental instability:

- causes and consequences / Ed. Polak M.: Oxford Univ. Press. P. 387–401.
- Klingenberg P.C., McIntyre G.S., 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods // *Evolution*. V. 52. P. 1363–1375.
- Klingenberg C.P., Mebus K., Auffray J.-C., 2003. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? // *Evol. Dev.* V. 5. P. 522–531.
- Klingenberg P.C., Leamy L.J., Routman E.J., Cheverud J.M., 2001. Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics // *Genetics*. V. 157. P. 785–802.
- Leamy L.J., 1993. Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible // *Genetica*. V. 89. P. 139–153.
- Leamy L.G., Meagher S., Taylor S. et al., 2001. Size and fluctuating asymmetry of morphometric characters in mice: their associations with inbreeding and *t*-haplotype // *Evolution*. V. 55. № 11. P. 2333–2341.
- Leung B., Forbes M.R., 1996. Fluctuating asymmetry in relationship to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis // *Ecoscience*. V. 3. P. 400–413.
- Møller A.P., Swaddle J.P., 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford: Oxford Univ. Press. 291 p.
- Oleksyk T.K., Novak J.M., Purdue J.R., Gashchak S.P., Smith M.H., 2004. High levels of fluctuating asymmetry in populations of *Apodemus flavicollis* from the most contaminated areas in Chornobyl // *J. Environmental Radioactivity*. V. 73. P. 1–20.
- Owen R.D., McBee K., 1990. Analysis of asymmetry and morphometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice // *Texas J. Sci.* V. 42. № 4. P. 319–332.
- Palmer A.R., 1994. *Fluctuating asymmetry analyses: a primer* // *Developmental instability: its origins and evolutionary implications*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C., 2003. *Fluctuating asymmetry analyses revisited* // *Developmental instability: causes and consequences*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 279–319.
- Pankakoski E., 1985. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats // *J. Mammalogy*. V. 66. № 1. P. 52–57.
- Pankakoski E., Koivisto I., Hyvarinen H., 1992. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew, *Sorex araneus* // *Acta Zool. Fenn.* V. 191. P. 137–144.
- Rohlf F.J., 2003a. TpsDig: Program. Version 1.39. N.Y.: State Univ. at Stony Brook.
- Rohlf F.J., 2003b. TpsRelw: Program. Version 1.35. N.Y.: State Univ. at Stony Brook.
- Thornhill R., Møller A.P., Gangestad S.W., 1999. The biological significance of fluctuating asymmetry and sexual selection: a reply to Palmer // *Am. Nat.* V. 154. P. 234–241.
- Veličković M., 2004. Chromosomal aberrancy and the level of fluctuating asymmetry in black-striped mouse (*Apodemus agrarius*): effects of disturbed environment // *Hereditas*. V. 140. P. 112–122.

A modular approach to studying of fluctuating asymmetry of complex morphological structures in rodents with the mandible of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) as an example

L. E. Yalkovskaya, A. V. Borodin, M. A. Fominykh

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, RAS
620144 Yekaterinburg, 8th of March, 202
E-mail: lida@ipae.uran.ru*

The expediency of a modular approach to estimating fluctuating asymmetry (FA) of complex morphological structures was shown using the mandible of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) as an example. FA of the shape of two mandibular regions (modules) defined developmentally and functionally, was assessed by means of geometric morphometrics. The differences between mandibular regions in the FA levels were found for both individual landmarks and integral indices of asymmetry. Regardless of age, gender or sampling year, FA estimates obtained for posterior region including part of the ramus and processes were higher than those for anterior region including the diastemal area. The results suggest that modularity of complex morphological structures should be taken into account when analyzing FA.