

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова
Кафедра высшей нервной деятельности МГУ им. М. В. Ломоносова
Государственный Дарвиновский музей

Материалы
III Международной конференции
«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ»
к 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова
и 110-летию со дня основания Государственного
Дарвиновского музея

16–20 октября 2017 года

Москва
2017

ББК 28.02
С 568
УДК 575.85

С 568 Современные проблемы биологической эволюции: материалы III Международной конференции, к 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова и 110-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. 16–20 октября 2017, г. Москва. — М. : ГДМ, 2017. — 620 с.

ББК 28.02

Составители: *Рубцов А. С., Кубасова Т. С.*
Редакторы: *Трегуб Н. И., Кабанова Т. С.*
Компьютерная верстка: *Цветков В. Э.*

ISBN 978-5-902515-70-8



© Государственный Дарвиновский музей, 2017

**ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
И МОРФОКАРТИРОВАНИЕ МОЛЕКУЛЯРНОЙ
ФИЛОГЕНИИ НА ПРИМЕРЕ ДВУХ
СЕМЕЙСТВ ГРЫЗУНОВ**

Васильева И. А., Васильев А. Г.

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,
Россия, Екатеринбург, 620144*

E-mail: via@ipae.uran.ru

Понятие гомологической изменчивости дискретных морфологических признаков у таксономически близких видов впервые было предложено Н. И. Вавиловым (1924) и легло в основу его знаменитого закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Позднее Н. П. Кренке (1933—1935), основываясь на этом, обосновал, что редкие признаки и их состояния у одних видов могут быть нормой у других близких или удаленных видов. С. В. Мейен (1988), обозначив явление правилом «родственных отклонений» Кренке, сам феномен назвал транзитивным полиморфизмом и использовал его при решении задач мероно-таксономического несоответствия. Гомологическая изменчивость рассмотрена Р. Ангерман (1973) на основе рядов гомологичных морфотипов рисунка жевательной поверхности зубов полёвок. Нами проанализирована гомологическая изменчивость фенотипов более 100 неметрических признаков черепа и других элементов скелета грызунов (Васильева, 2006; Васильев, Васильева, 2009).

Появление в последние годы молекулярно-генетических методов построения филогенетических деревьев позволяет, с одной стороны, проверить реальность наследственной обусловленности гомологической изменчивости дискретных признаков, а с другой, провести морфологическую верификацию филогенетических гипотез, полученных с помощью молекулярных методов, и оценить филогенетический сигнал, содержащийся в морфологических структурах. При видообразовании у новых видов сохраняются и транслируются многие морфологические черты и особенности изменчивости, присущие близким предковым формам (Мейен, 1988; Blomberg, Garland, 2002; Revell et al., 2008; Васильев, Васильева, 2009). На рубеже XX—XXI вв. появился термин «филогенетический сигнал» (ФС), характеризующий степень ковариации и конгруэнтности молекулярных и морфологических филогенетических деревьев. В узком понимании термин ФС означает, что феномы родственных видов имеют тенденцию быть более сходными друг с другом, чем с другими отдалённо связанными с ними видами. По этой причине близкородственные виды размещаются в общем морфопространстве ближе, чем отдаленно связанные с ними таксоны (Klingenberg, Gidaszewski, 2010). В последние годы широко применяется метод морфологического картирования молекулярных филогений с помощью геометрической морфометрии (Klingenberg, Gidaszewski, 2010; Young et al., 2017), основанный на алгоритме квадратично-изменяемой парсимонии (squared-change parsimony) Мэддисона (Maddison, 1991).

Нами разработан новый метод многомерной геометрической фенограмметрии, позволяющий осуществить морфокартирование филогений по комплексу гомологичных неметрических признаков. Наряду с традиционной характеристикой изменчивости формы объектов появляется возможность оценить изменчивость их морфологической структуры, используя одни и те же компьютерные программы, разработанные для геометрической морфометрии. Цель исследования, поэтому, состояла в апробации метода при морфокартировании молекулярных филогений представителей двух семейств грызунов (Cricetidae, Muridae) по комплексу гомологичных фенов неметрических признаков черепа и оценке филогенетического сигнала, содержащегося в этих дискретных морфоструктурах. Одновременно оценили степень конгруэнтности морфологической и молекулярной дивергенции. Предложенный метод основан на использовании фенограмм — аналогов полигонов А. С. Серебровского, характеризующих

виртуальными изображениями в виде звездчатых многоугольников проявление композиций фенев или морфотипов. Частоты нескольких альтернативных признаков представлены в виде лучей разной длины, исходящих от центра круга, максимальный радиус которого приравнивается к 100 % встречаемости. Каждый луч и его направление соответствуют конкретному признаку. Между всеми смежными лучами задается равный угол. При соединении «вершин» лучей общей линией формируется контур полигона, имеющий сходную конфигурацию у групп/популяций с близкими частотами встречаемости признаков, но различную при несходстве проявления гомологичных фенев и их частот.

Для оценки значимости достигнутой минимальной длины дерева после морфокартирования, а также проявления филогенетического сигнала использовали перестановочный тест (permutation test) с 10 000 повторных реплик. Уровень значимости оценивали по величине вероятности найти более короткое дерево. Расчёты проведены с помощью пакетов программ TPS, PAST 2.17c, MorphoJ 1.6d и MEGA 6.0, а также специально разработанной программы макросов TPSCreator на основе MS Excel 2010 для конвертации индивидуальных фенограмм в tps-файлы, пригодные для геометрической морфометрии.

На примере 15 таксонов мышей родов *Sylvaemus*, *Apodemus*, *Rattus*, *Mus* и *Micromys* (Muridae) установлена высокая конгруэнтность межгрупповых различий по молекулярным и морфологическим данным. Судя по филогенетическим индексам (CI, RI, H), при морфокартировании получен низкий уровень гомоплазии ($H=0.02$), а также значимый филогенетический сигнал гомологичных неметрических признаков ($p=0.017$). Аналогичные результаты получены при морфокартировании молекулярной филогении, построенной по нуклеотидным последовательностям гена цитохрома *b* мтДНК, на основе результатов канонического анализа разнообразия фенограмм у 6 сравниваемых криптических видов и форм рода *Microtus*: CI=0.97; RI=0.97; H=0.03 при значимом филогенетическом сигнале ($p=0.017$). Таким образом, благодаря филетической инерционности морфогенеза и устойчивости морфогенетических связей таксоны могут длительно, из поколения в поколение, сохранять основные гомологичные черты морфологического строения, в той или иной степени поддерживать от предкового вида к близкому рецентному виду филогенетический сигнал.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-04-01831-а).