

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 574.3:575.2:576.3:599.32

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ПЕРЕСЕЛЕНИЯ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЮЖНОЙ ПОПУЛЯЦИИ
ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*Ellobius talpinus* Pall., 1770)
НА СЕВЕРНУЮ ГРАНИЦУ АРЕАЛА

© 2018 г. А. Г. Васильев*, академик РАН В. Н. Большаков,
И. А. Васильева, Н. Г. Евдокимов, Н. В. Синева

Поступило 26.09.2017 г.

Методами геометрической морфометрии выявлены перестройки морфогенеза нижней челюсти у потомков южной популяции обыкновенной слепушонки, переселённых на север ареала. Изменения оказались новыми как по отношению к исходной (южной), так и к аборигенной (северной) популяциям. Значимое возрастание показателя группового морфодиагностики (*MNND*) у переселенцев по сравнению с обеими аборигенными популяциями косвенно отражает усиление нестабильности развития прищельцев в новых климатических условиях.

DOI: 10.7868/S0869565218050249

Экспериментальное моделирование внутривидовых реакций животных на быстрое изменение климатических условий представляет собой актуальную задачу в свете ожидаемых негативных климатических трендов и необходимости прогнозирования связанных с ними биотических перестроек [1, 2]. Эволюционно-экологические эксперименты по разведению разных внутривидовых форм в условиях вивария выявили специфику их морфологических изменений в лабораторных колониях как относительно друг друга, так и при сравнении с исходными природными популяциями [3, 4]. В природных условиях такие “эксперименты” для животных затруднены и осуществлялись крайне редко лишь для ограниченного числа хозяйственно важных видов при их интродукции [5]. Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) – роющий грызун, южные популяции которого имеют бурую окраску меха, а северные – чёрную, является перспективной моделью для таких экспериментов по переселению, так как разная окраска позволяет в природных условиях отличать потомков переселённых особей от аборигенных зверьков [6].

Цель настоящего исследования состояла в оценке результатов переселения нескольких семей модельного вида – обыкновенной слепушонки – из

южной популяции на северную границу ареала. Мы проверили гипотезу о том, что географически удалённые внутривидовые группировки, сформировавшиеся в разных климатических условиях, в одной и той же природной среде проявят неодинаковую морфогенетическую реакцию. Особый интерес представлял сравнительный анализ внутривидового морфодиагностики (disparity) у потомков переселенцев южной популяции на северную границу ареала вида, а также у аборигенных южных и северных зверьков.

Исходно предполагали реципрокный обмен переселенцами: поголовный вылов зверьков трёх семей из северной и южной популяций и взаимное перемещение их в освобожденные норы трех семей аборигенов. При этом по окраске животных можно было проследить судьбу переселенцев при периодических выловах с последующим возвращением особей в их семейные колонии. Южные слепушонки (бурая морфа) на северной границе ареала успешно размножились и дали потомков, тогда как колония северных зверьков-меланистов (чёрная морфа) на юге не выжила. Мы сравнили 3 краниологические серии взрослых особей из Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН, представленные выборками из северной (п. Кунашак, Челябинская обл., 68 экз.) и южной (г. Кувандык, Оренбургская обл., 38 экз.) популяций и выборкой потомков-переселенцев южной популяции в северную (28 экз.). Все выборки были получены в августе 2005 г. через три года после выпуска южных

Институт экологии растений и животных Уральского
отделения Российской Академии наук, Екатеринбург

*E-mail: vag@ipae.uran.ru; vag2591@yandex.ru

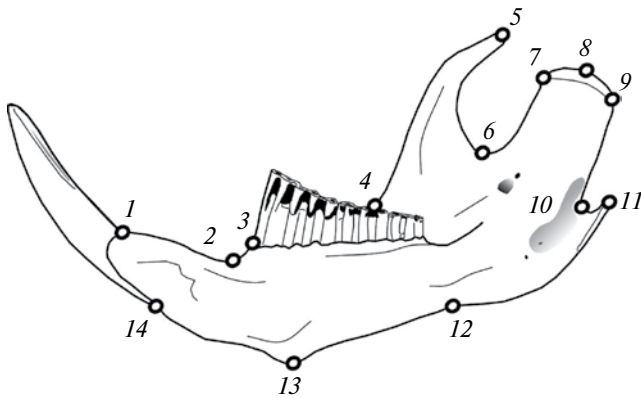


Рис. 1. Схема размещения меток-ландмарок (1–14) на лингвальной стороне нижнечелюстной ветви обыкновенной слепушонки.

особей-основателей на территории северной популяции. Пришельцы, маркированные бурой окраской шкурок, формировали автономные семейные колонии и избегали поселений аборигенных зверьков-меланистов, а их потомки не образовывали смешанных пар (причины длительной сегрегации особей разных популяций пока не ясны).

Методами геометрической морфометрии [7–9] изучили изменчивость и разнообразие формы нижнечелюстных ветвей. Нижняя челюсть была выбрана, потому что слепушонка использует нижние резцы при рытье подземных ходов,

а конфигурация челюсти связана с механическим составом грунта и обработкой кормовых объектов [10].

С помощью программ tpsUtil [11] и tpsDig2 [12] на лингвальной стороне правой нижней челюсти поместили конфигурацию 14 меток-ландмарок, позволяющую изучать изменчивость ее формы (рис. 1). Суперимпозицию конфигураций ландмарок выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа (GPA) с использованием наименьших квадратов [7]. Межгрупповые сравнения на основе канонического анализа провели по прокрустовым координатам (Procrustes coordinates), характеризующим изменчивость формы. Внутрипопуляционное морфологическое разнообразие (disparity) оценили по средним дистанциям между ближайшими соседними ординатами (*MNND* – *mean neighbor nearest distance*) полигона изменчивости [13]. Отношение *R* эмпирической средней дистанции (*MNND*) к величине ожидаемой средней дистанции μ , полученной на основе распределения Пуассона, отражает модель рассеивания ординат. При $R < 1$ проявляется агрегация ординат, при $R \sim 1$ – пуассоновское рассеивание, а при $R > 1$ – сверхрассеивание (overdispersion). В последнем случае увеличение значения *MNND* можно интерпретировать как возрастание веера морфогенетических траекторий и морфоразнообразия [10, 13]. Статистический анализ провели с помощью программ TPS [11, 12], MorphoJ 1.06d [9] и PAST 2.17c [14].

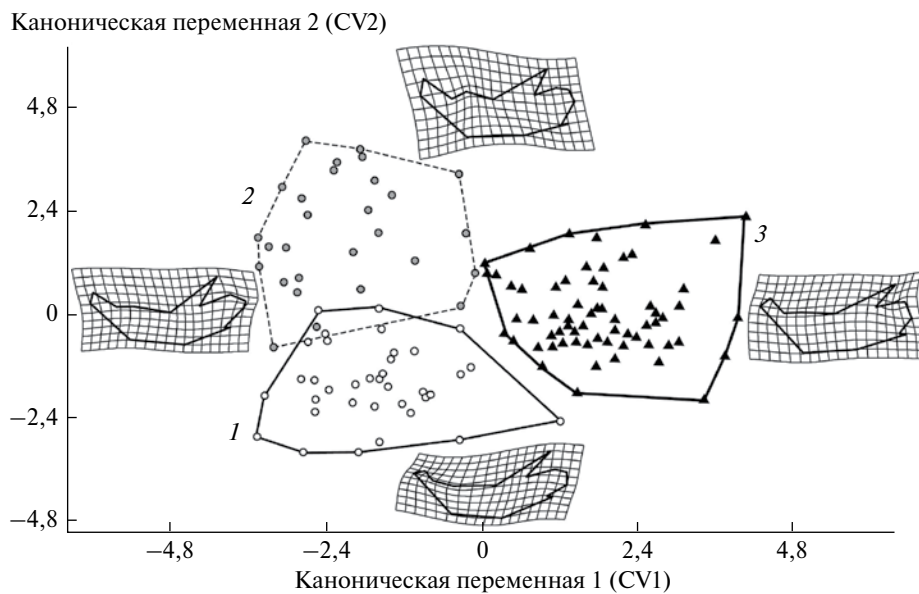


Рис. 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в выборках южной (1), потомков переселенцев южной (2) и северной (3) популяций в общем морфопространстве вдоль первых двух канонических переменных (CV1, CV2). Проекция конфигураций нижней челюсти на деформационных решетках отражают наибольшие изменения ее формы вдоль соответствующих канонических осей.

Предварительная статистическая проверка не выявила значимого влияния пола на изменчивость формы нижней челюсти, поэтому особей каждой выборки объединили по полу.

В результате канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, установили, что полигоны изменчивости ординат обеих аборигенных популяций почти не перекрываются и расположены в разных областях морфопространства (рис. 2). Межгрупповые различия вдоль обеих осей статистически значимы. Доля межгрупповой дисперсии вдоль первой канонической переменной составила 62,5%.

Полигон переселенцев сместился по отношению к таковому исходной южной группировки, сохранив некоторые характерные для родительской популяции черты формы, однако это смещение не привело к его сближению с полигоном аборигенных зверьков северной популяции. Поэтому можно заключить, что морфогенез нижней челюсти переселенцев и аборигенных северных зверьков в одних и тех же условиях протекает неодинаково. Это указывает, с одной стороны, на генетическую специфику обеих исходных популяций и на способность к быстрой перестройке морфогенеза у переселенцев, с другой.

Для проверки предположения об увеличении рассеивания ординат (морфоразнообразия) в выборке потомков переселенцев объёмы всех выборок случайным образом выровняли относительно минимальной выборки с помощью процедуры прореживания или rareфакции (rarefaction). Внутригрупповое морфоразнообразие (*MNND*) формы челюсти у группы переселенцев действительно оказалось достоверно выше, чем в исходных популяциях (рис. 2), причём у них проявилось значимое сверхрассеивание (overdispersion) ординат ($R = 1,28$; $Z = 2,46$; $p = 0,014$). В аборигенных выборках, напротив, рассеивание ординат носило случайный характер (в южной – $R = 1,02$; $Z = 0,27$; $p = 0,786$; в северной – $R = 1,13$; $Z = 1,40$; $p = 0,16$). Увеличение значения *MNND* (рис. 3) и сверхрассеивание ординат в группе переселенцев можно трактовать как возрастание у них веера морфогенетических реакций и модификационной изменчивости в новой среде на севере ареала. Смещение групповой нормы по признакам формы нижней челюсти указывает на возможность быстрых морфогенетических перестроек при освоении популяцией новых климатической и ценогической обстановки. Можно заключить, что переселенцы и их потомки за малое число поколений в новых условиях на севере приобрели новые морфогенетические изменения, не имевшиеся ни у зверьков родительской

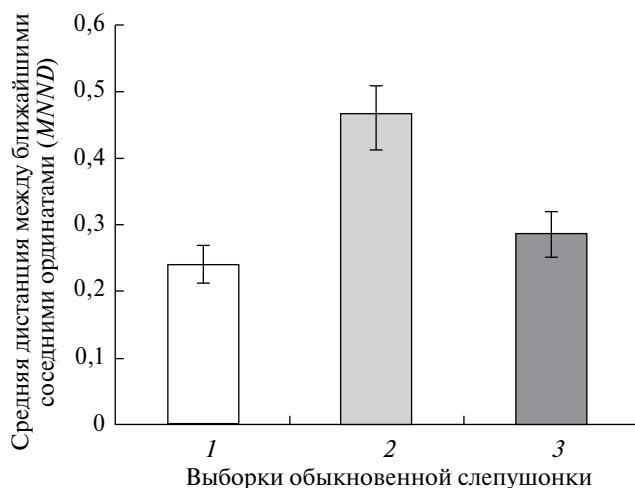


Рис. 3. Сравнение средних дистанций (*MNND*) с учётом стандартных ошибок (*SE*) между ближайшими соседними ординатами в выборках южной (1), потомков переселенцев южной (2) и северной (3) популяций после процедуры случайного прореживания (rarefaction) данных и выравнивания числа наблюдений всех выборок.

южной, ни у особей северной популяций. Таким образом, мы выявили разную морфогенетическую реакцию удалённых популяций на одни и те же природные условия и показали возможность быстрой перестройки морфогенеза с формированием морфологических особенностей, позволяющих переселенцам успешно существовать в новой климатической и ценогической обстановке и в окружении особей северной популяции.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16–04–01831 и Комплексной программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 18–4–4–28).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S., et al. // Trends Ecol. and Evolut. 2010. V. 25. № 12. P. 692–698.
2. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H. Ch.J., et al. // J. Ecol. 2013. V. 101. P. 58–67.
3. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
4. Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевок. АН СССР, Урал. науч. центр. М.: Наука, 1979. 147 с.
5. Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синова Н.В. // Рос. журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 2–13.

6. *Евдокимов Н.Г.* Популяционная экология обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) Южного Урала и Зауралья. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. 144 с.
7. *Rohlf F.J., Slice D.* // Syst. Zool. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
8. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. N.Y.: Elsevier Acad. Press, 2004. 437 p.
9. *Klingenberg C.P.* // Molec. Ecol. Resources. 2011. V. 11. P. 353–357.
10. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Синева Н.В.* // ДАН. 2016. Т. 468. № 1. С. 118–121.
11. *Rohlf F.J.* tpsUtil. Vers. 1.60. Stony Brook: Depart. Ecol. and Evolut.; State Univ. N.Y., 2013.
12. *Rohlf F.J.* tpsDig2. Vers. 2.17. Stony Brook: Depart. Ecol. and Evolut.; State Univ. N.Y., 2013.
13. *Hammer Ø.* // Comput. & Geosci. 2009. V. 35. P. 659–666.
14. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* // Palaeontol. Electronica. 2001. V. 4. № 1. 9 p.