

УДК 574.3:575.21:576.12

АДАПТИВНЫЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS* PALL.) ПРИ ПЕРЕСЕЛЕНИИ НА СЕВЕРНУЮ ГРАНИЦУ АРЕАЛА

© 2022 г. А. Г. Васильев^а, *, В. Н. Большаков^а, И. А. Васильева^а, Н. В. Синева^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 12.02.2021 г.

После доработки 12.12.2021 г.

Принята к публикации 27.12.2021 г.

Ключевые слова: изменчивость, морфофункциональные преобразования, нижняя челюсть, геометрическая морфометрия, обыкновенная слепушонка

DOI: 10.31857/S0367059722030118

В начале XXI в. наблюдается сочетанное влияние климатогенных и антропогенных факторов, приводящее к быстрым изменениям условий обитания животных [1, 2], которые могут вызывать ускоренные морфогенетические перестройки и микроэволюционные адаптивные изменения в краевых популяциях [3]. Тем не менее, несмотря на значимость и актуальность, данная проблематика до сих пор изучена крайне слабо [4, 5]. В этой связи необходимо проводить эксперименты в природных условиях, моделируя морфогенетические реакции локальных популяций на вероятные изменения климата. Такое моделирование возможно путем переселения представителей одной популяции в другие климатические условия в удаленную популяцию в пределах видового ареала [5]. При этом важно оценивать, в какой степени сохраняются морфофункциональные черты исходной популяции у потомков переселенных особей после их длительного обитания в новых природных условиях и по сравнению с местными аборигенными особями.

Ранее при попытке решения данной задачи нами была в качестве модельного вида использована обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) – колониальный, роющий грызун, ведущий в основном подземный образ жизни [5, 6]. На основе оценки итогов эксперимента по переселению 10 семей вида из южной исходной популяции в географически удаленную популяцию на северной границе видового ареала у потомков переселенцев установили специфичную морфогенетическую реакцию [5]. В конфигурации нижней челюсти, которую вид активно применяет при рытье грунта и добыче кормов, выявлено своеобразие потомков переселенцев по сравне-

нию с особями обеих аборигенных популяций. При этом нерешенным остался вопрос о функциональной природе установленных различий и степени сохранения морфологических ограничений родительской популяции у представителей колонии переселенцев на северной границе ареала. Применение нового метода морфофункциональных мандибулярных индексов [7, 8] позволяет приблизиться к решению этой задачи, используя в исследовании тот же материал, что и в нашей предыдущей публикации [5].

Цель настоящего исследования – оценка устойчивости строения нижней челюсти обыкновенной слепушонки исходной южной популяции у потомков животных, переселенных в другую популяцию на северную границу ареала вида. Основной задачей было сравнение изменчивости мандибулярных морфофункциональных индексов, характеризующих интенсивность грызущей и жевательной функций, особей южной и северной популяций слепушонки и колонии потомков переселенцев из южной популяции.

В работе использовали те же коллекции Музея ИЭРиЖ УрО РАН, что и в предыдущей публикации [5]. Сравнили выборки из южной (Оренбургская обл., г. Кувандык, 51°28' с.ш., 57°17' в.д., 38 экз.) и северной (Челябинская обл., пос. Кунашак, 55°35' с.ш., 61°40' в.д., 68 экз.) популяций слепушонки, а также северных потомков переселенцев (28 экз.) из южной популяции. Выборки были собраны в августе 2005 г. спустя три года после выпуска основателей колонии переселенцев на свободный участок северной популяции. Переселенцы с бурой окраской шкурки, типичной для исходной южной популяции, образовали самостоятельные семейные колонии. Они избегали

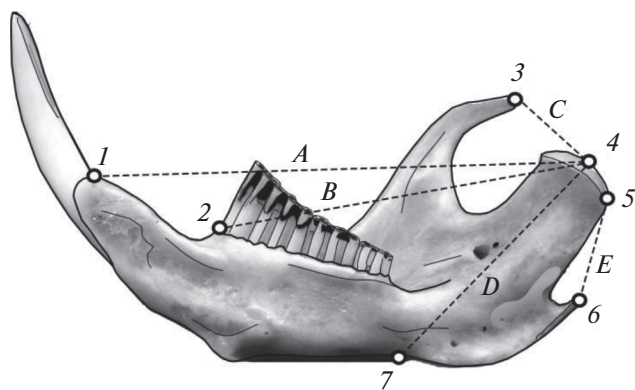


Рис. 1. Размещение меток-ландмарок (1–7) на лингвальной стороне нижней челюсти обыкновенной слепушонки и промеры (A–E) для вычисления морфофункциональных мандибулярных индексов.

контактов с местными особями черной окраски (меланистами) и не формировали с ними смешанные пары [5]. Южная популяция обитает на каменистых степных склонах Губерлинского мелкосопочника с ксерофитной степной растительностью, тогда как северная населяет открытые равнинные участки северной лесостепи, где преобладает мезофильная луговая растительность. Слепушонки северной и южной популяций питаются как относительно жесткими кормами (плотные сухие корневища и клубни), так и зелеными частями растений, луковичками и др. [9, 10]. В состав кормов в обеих популяциях входят корневища и клубни *Phlomis tuberosa* и *Philipendula hexapetala*, но для южной более характерны корневища *Pulsatilla patens*, *Dianthus uralensis* и луковички *Allium stellarianum*, *A. globosum*, *A. tulipifolium*, *Gagea bulbifera*, *G. pusilla*, *Tulipa biebersteiniana*, *T. scythica*, а также клубнелуковички *Iris pumila*, *I. scariosa*. В северной популяции зимовальные камеры могут располагаться на глубине до 160 см, тогда как на юге до 60–80 см [6, 10], поэтому дополнительная нагрузка при рытье грунта на резцовую часть мандибул здесь, вероятно, должна быть выше, влияя на их конфигурацию. В северной популяции были также встречены большие зимние запасы (до 2 кг) сухих корневищ и клубней [6], что тоже может создавать в зимний период дополнительную нагрузку при грызении. При этом в южных районах такие запасы были редки и ограничены [10].

Возраст животных определяли по выраженности корней первого нижнего щёчного зуба m1 [6]. Изображения нижних челюстей анализировали только у взрослых особей (1+ и 2+ года). Во всех выборках существенно преобладали однолетние особи. С помощью компьютерных программ пакета TPS [11, 12] на фотографии лингвальной сто-

роны правой нижней челюсти разместили 7 ландмарок (рис. 1) для дальнейшего снятия промеров (A–E), используемых при расчете морфофункциональных мандибулярных индексов: *TI* (темпорально-резцовый), *TM* (темпорально-молярный), *MI* (массетерно-резцовый), *MM* (массетерно-молярный), *AM* (ангулярно-массетерный). Система промеров была нами несколько модифицирована по сравнению с пионерной работой [7]. Исходно авторами метода предлагалось измерять расстояние от сочленовного отростка до верхнего края резца [7] (см. рис. 1). Однако постоянно растущие резцы слепушонки одновременно механически стираются под абразивным воздействием грунта при рытье и грызении подземных частей растений и часто повреждаются [6]. Помимо этого, во время варки, необходимой для дальнейшего удаления мягких тканей с поверхности нижней челюсти, резец часто смещается вдоль резцового канала, что приводит к артефактам при измерении расстояния до верхнего конца резца. Поэтому мы предлагаем измерять данный промер до заднего края альвеолы нижнего резца. Другой исходный промер от сочленовного отростка до верхнего переднего края коронки первого нижнего щёчного зуба m1 мы были вынуждены выполнять до переднего края альвеолы m1, поскольку именно этот зуб используется при определении возраста и извлекается из альвеолы.

Автоматическое снятие промеров выполнили на основе текстового протокола, указывающего пары меток-ландмарок, между которыми вычисляли расстояния, используя программный модуль *tmorphgen 6* пакета *IMP* [13]. Для расчетов индексов применили формулы [7, 8]: $TI = C/A$; $TM = C/B$; $MI = D/A$; $MM = D/B$; $AM = E/D$. Сравнение результатов вычисления индексов с применением исходного дентального способа измерения [7] и модифицированного нами альвеолярного способа на рис. 1 позволило установить высокую значимую положительную корреляцию между парами значений одноименных дентальных и альвеолярных индексов (коэффициенты Пирсона r колебались в интервале 0.90–0.99 при $p < 0.001$). Поэтому вынужденная модификация способа исходных промеров *A* и *B* мало влияет на изменчивость индексов. Важно отметить, что поскольку оба альвеолярных промера соответствуют своим резцовому и молярному модулям нижней челюсти (см. [7]), то названия модифицированных индексов следует считать корректными и по своей сути соответствующими исходным дентальным индексам.

Оценка связи индексов с возрастом, проведенная отдельно для каждой выборки, не выявила значимых коэффициентов корреляции Пирсона, что позволило объединить возрастные группы од-

Таблица 1. Двухфакторный дисперсионный анализ значений мандибулярных индексов (*TI*, *TM*, *MI*, *MM*, *AM*) по факторам: группа (*G*), пол (*S*) и их взаимодействие (*G* × *S*)

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (df)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (<i>p</i>)
<i>TI</i> – темпорально-резцовый индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.006485	2	0.003242	13.51	****
Пол (<i>S</i>)	0.000115	1	0.000115	0.48	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.003626	2	0.001813	7.55	***
Внутригрупповая	0.03072	128	0.00024		
Общая	0.04065	133			
<i>TM</i> – темпорально-молярный индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.015440	2	0.007720	17.34	****
Пол (<i>S</i>)	0.000208	1	0.000208	0.47	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.005091	2	0.002545	5.72	**
Внутригрупповая	0.05699	128	0.000445		
Общая	0.07725	133			
<i>MI</i> – массетерно-резцовый индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.002966	2	0.001483	6.49	**
Пол (<i>S</i>)	0.000891	1	0.000891	3.90	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.000983	2	0.000492	2.15	ns
Внутригрупповая	0.02924	128	0.000228		
Общая	0.03348	133			
<i>MM</i> – массетерно-молярный индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.00098	2	0.00049	1.25	ns
Пол (<i>S</i>)	0.000763	1	0.000763	1.95	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.000502	2	0.000251	0.64	ns
Внутригрупповая	0.05009	128	0.000391		
Общая	0.052234	133			
<i>AM</i> – ангулярно-массетерный индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.006926	2	0.003463	5.44	**
Пол (<i>S</i>)	0.001714	1	0.001714	2.69	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.005874	2	0.002937	4.62	*
Внутригрупповая	0.08143	128	0.000636		
Общая	0.09640	133			

Примечание: ns – $p > 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; **** $p < 0.0001$.

но- и двухлетних особей. Предварительная проверка с помощью двухфакторного дисперсионного анализа не выявила значимых половых различий по всем индексам (табл. 1), что позволило не разделять выборки и по полу. Индексы *MI* и *MM*

характеризуют усилия при грызении и дроблении кормовых объектов, *TI* и *TM* отражают продольную жевательную активность, связанную с продольным жеванием и перетиранием кормов. Индекс *AM* отражает активность поперечных жева-

Таблица 2. Сравнение средних значений мандибулярных индексов (с учетом стандартной ошибки $\pm SE$) между тремя сравниваемыми выборками обыкновенной слепушонки

Выборка	Мандибулярные индексы				
	$TI \pm SE$	$TM \pm SE$	$MI \pm SE$	$MM \pm SE$	$AM \pm SE$
Северная	0.215 ± 0.002	0.287 ± 0.003	0.527 ± 0.002	0.694 ± 0.003	0.281 ± 0.004
Переселенцы	0.220 ± 0.003	0.291 ± 0.004	0.514 ± 0.003	0.689 ± 0.004	0.299 ± 0.004
Южная	0.203 ± 0.002	0.268 ± 0.003	0.512 ± 0.002	0.688 ± 0.002	0.283 ± 0.003

тельных и растирающих движений нижней челюсти [8, 14]. Статистический анализ выполнили с помощью компьютерных программ TPS [11, 12], IMP [13] и PAST4.04 [15].

Сопоставление морфофункциональных мандибулярных индексов показало (табл. 2, 3), что наиболее четко межгрупповые различия проявляются по индексам TI , TM , MI и AM . Межгрупповые различия по индексу MM были малы и незначимы (см. табл. 3), поэтому во всех выборках общая способность к вертикальному дроблению кормовых объектов щечными зубами носит сходный характер. Способность к более интенсивному грызению, судя по величине массетерно-резцового индекса MI , выражена в северной популяции меланистов (см. табл. 2). Переселенцы сохраняют при этом функциональные свойства родительской популяции, поскольку значения MI у них значительно меньше, чем у зверьков северной популяции (в обоих случаях сравнения $p < 0.001$). Значение темпорально-резцового индекса TI , характеризующего способность к продольному жеванию и перетиранию кормовых объектов, также достоверно выше у северных животных (см. табл. 2, 3). Однако в этом случае в группе переселенцев не сохранилось низкое значение индекса, типичное для

зверьков исходной южной популяции. Напротив, его величина приблизилась к таковой у особей северной популяции. В то же время ангулярно-массетерный индекс AM в группе переселенцев достоверно выше по величине (см. табл. 2, 3), чем у особей обеих аборигенных популяций (соответственно для апостериорного теста Тьюки при парном сопоставлении с северной выборкой значение критерия составило 4.42 ($p = 0.0051$), а с южной – 4.11 ($p = 0.0102$)).

Таким образом, потомки переселенцев, попав в новые условия обитания на севере ареала, столкнулись с необходимостью питания жесткими кормами, которые успешно использовали в пищу особи местной популяции. Поскольку переселенцы “унаследовали” слабую способность к этой функции от родительской популяции (см. табл. 2), они были вынуждены компенсировать этот недостаток за счет усиления функций поперечного жевания и дробления кормовых объектов, характеризующих индексом AM . По-видимому, для использования в пищу других кормов (луковиц и зеленых частей растений), которыми также питались местные особи-меланисты, форма нижней челюсти переселенцев компромиссно изменилась, приблизившись по величинам индексов TI и TM к северным животным. В степных условиях животным южной популяции, питающимся луковичками ирисов и чеснока, а также клубеньками таволги, такие морфологические особенности не понадобились, поэтому индексы TI и TM здесь имели относительно низкие величины.

В итоге можно заключить, что переселенцы всего за три года компенсировали морфологические черты в строении нижней челюсти, присутствующие у родительской популяции, за счет формирования новой функциональной способности к поперечному перетиранию кормовых объектов, которая слабо выражена у животных обеих аборигенных популяций. Переселенцы, “унаследовавшие” ограничения в способности грызения (индекс MI), выработали специфические морфофункциональные особенности, обеспечившие

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA) значений мандибулярных индексов при сравнении выборок слепушонки из северной и южной популяций и потомков ее переселенцев ($n = 135$)

Мандибулярные индексы	F	Уровень значимости p
TI	12.43	<0.0001
TM	16.36	<0.0001
MI	6.37	0.0023
MM	1.24	0.2941(ns)
AM	5.07	0.0076

компенсацию этого недостатка и успешную адаптацию к новым трофическим условиям на севере ареала. По другим морфофункциональным свойствам фенотип переселенцев сблизился с северными зверьками, отражая высокую фенотипическую пластичность и способность слепушонки к быстрым адаптивным перестройкам морфогенеза в новых климатических и трофических условиях северной лесостепи. Наибольшие фенотипические изменения у потомков переселенцев проявились по индексам *TI* и *TM*, что косвенно может указывать на большую их специализацию к питанию зелеными частями растений (стебли и корневища злаков, луковицы), при которой усилена функция продольного жевания.

Можно предположить, что общий морфогенетический эффект (“стоимость”) формирования быстрых морфофункциональных модификаций у группы переселенцев высок, но при этом носит вынужденный характер, поскольку наряду с усилением функции поперечного перетирания корма (индекс *AM*) уровень морфоразнообразия в этой группе, как было отмечено ранее (см. [5]), оказался значимо выше, чем в обеих аборигенных популяциях. В предыдущей публикации [16] нами было показано, что морфогенетические различия между южной и северной популяциями отражают этапы постепенных микроэволюционных изменений слепушонки при освоении Южного Зауралья с юга на север.

Таким образом, при быстром переносе животных в новую среду с юга на север (для имитации резкого похолодания и увлажнения климата) морфогенетическая “стоимость” перестроек должна быть больше, чем при постепенном историческом освоении видом новых природных зон и морфофункциональной дифференциации популяций на каждом временном этапе и пространственном шаге освоения. Все это указывает на важную роль изменения климатических условий в быстрых адаптивных перестройках морфогенеза у *E. talpinus*. Тем не менее у этого вида, ведущего подземный образ жизни, укрытого от непогоды и способного регулировать микроклимат норы, климатическое воздействие на морфогенез не является прямым, а должно быть опосредовано в первую очередь трофическими изменениями за счет смены состава растительных кормов на севере ареала. Может также влиять дополнительная нагрузка на резцовую часть мандибулы северных животных при рытье более глубоко расположенных зимовальных камер. Имеются основания предполагать, что необычно высокая скорость направленных морфогенетических перестроек у слепушонки в новых условиях на севере видового ареала может быть обусловлена механизмами трансгенерационного наследования стресс-индуцированных

быстрых эпигенетических перестроек генома [17, 18], связанных с ассимиляцией определенных адаптивных модификаций индивидуального развития.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Авторы благодарят к.б.н. Н.Г. Евдокимова и Музей ИЭРиЖ РАН за предоставленные коллекционные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Crutzen P.J., Stoermer E.F.* The Anthropocene // *Global Change News*. 2000. V. 41. P. 17–18.
2. *Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.Ch.J.* et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // *Journal of Ecology*. 2013. V. 101. P. 58–67.
3. *Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S.* et al. Assessing rapid evolution in a changing environment // *Trends in Ecol. and Evol.* 2010. V. 25. № 12. P. 692–698.
4. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.* Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2016. № 4. С. 2–13. [*Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Sineva N.V.* Aftereffects of muskrat introduction in Western Siberia: Morphological and functional aspects // *Russ. J. of Biological Invasions*. 2017. V. 8 (1). P. 1–9.]
5. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А.* и др. Морфогенетические эффекты переселения представителей южной популяции обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) на северную границу ареала // *Докл. РАН*. 2018. Т. 478. № 5. С. 604–607.
6. *Евдокимов Н.Г.* Популяционная экология обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) Южного Урала и Зауралья. Екатеринбург: “Екатеринбург”, 2001. 144 с.
7. *Anderson Ph.S.L., Renaud S., Rayfield E.J.* Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. V. 14. № 85. P. 2–9.
8. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В.* Сопряженная хронографическая изменчивость морфофункциональных признаков в ценопопуляциях двух симпатрических видов грызунов // *Экология*. 2020. № 4. С. 284–297. [*Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V.* Coupled chronographic variation of morphofunctional traits in cenopopulations of two sympatric rodent species // *Russ. J. of Ecology*, 2020. V. 51. №. 4. P. 363–375.]
9. *Кириков С.В.* В лесах и степях Южного Урала: путевые записки зоогеографа. М.: Государственное изд-во географич. лит-ры, 1953. 165 с.
10. *Огнев С.И.* Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т. VII. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 735 с.
11. *Rohlf F.J.* tpsUtil. Stony Brook: Depart.Ecol. and Evolut.; State Univ. N.Y., 2013.
12. *Rohlf F.J.* tpsDig2. Stony Brook: Depart.Ecol. and Evolut.; State Univ. N.Y., 2013.

13. *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.
14. *Воронцов Н.Н.* Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1982. Т. III. 451 с.
15. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electronica*. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
16. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.* Анализ географической изменчивости морфогенетических траекторий на примере обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Докл. РАН. Науки о жизни. 2020. Т. 493. С. 413–416.
17. *Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K.* Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molecular and Developmental Evolution*. 2014. V. 322. P. 208–220.
18. *Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M.* et al. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends in Ecology and Evolution*. 2020. V. 35. № 2. P. 115–124.