

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УРО РАН

ЭКОЛОГИЯ. ГЕНЕТИКА. ЭВОЛЮЦИЯ

Материалы Всероссийской конференции
молодых ученых,
посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского



Екатеринбург

ЮШККИ

2015

УДК 574 (061.3)

Э 40

Экология. Генетика. Эволюция. Материалы конф. молодых ученых, 13–17 апреля 2015 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2015 — 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского «Экология. Генетика. Эволюция». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 13 по 17 апреля 2015 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, этологии, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

В оформлении обложки использован рисунок Олега Цингера © Zinger, 1945

ISBN 978-5-98829-048-3

© Авторы, 2015

© ИЭРиЖ УрО РАН, 2015

© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2015

Модульный подход к изучению морфологической дивергенции хромосомных рас малой лесной мыши

Ю.В. Городилова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, малая лесная мышь, модульность, хромосомные расы.

ВВЕДЕНИЕ

Малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) является одним из широкоареальных видов грызунов, обитающих на территории Евразии в зонах широколиственных и смешанных лесов, степях и полупустынях. Этот вид довольно часто занимает доминантное или субдоминантное положение в сообществах мелких млекопитающих. В то же время, нет единого мнения относительно внутривидовой структуры малой лесной мыши. Принято выделять две хромосомные расы — азиатскую и европейскую, последняя подразделяется на восточно- и южно-европейскую хромосомные формы (Богданов, 2004; Богданов и др., 2009; Карамышева и др., 2010). По мнению некоторых специалистов-генетиков (Челомина, Атопкин, 2010) азиатскую расу следует выделить в качестве отдельного вида — *Sylvaemus tokmak* Severtsov, 1873. Однако, по данным других исследователей, генетическая дистанция недостаточна для такого выделения (Карамышева и др., 2010; Богданов и др., 2012). Особый интерес представляют сопоставление молекулярно-генетических и морфологических данных и оценка морфологической обособленности данной группы животных. Такую возможность предоставляют современные методы геометрической морфометрии (Павлинов, 2000; Rohlf, Slice, 1990; Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011) в сочетании с модульным подходом (Cheverud, 1996; Klingenberg, 2005).

Модульность — это системное свойство всего живого. Организмы как единое целое не полностью и не в равной степени интегрированы во всем, они организованы в виде различных частей. Модули представляют собой скопление частей, которые тесно интегрированы между собой, но относительно независимы от других, с которыми проявляют слабые взаимодействия (Cheverud, 1996; Klingenberg, 2005). Модульный подход позволяет решить различные поставленные задачи, поскольку отдельные модули ведут себя различно при одних и тех же условиях и отлично от целостного объекта исследова-

ния. С помощью модульного подхода, например, оценивается влияние пищевой специализации на развитие нижней челюсти (Anderson et al., 2014). В ряде работ, выполненных на лабораторных животных и природных выборках, была показана правомерность выделения морфофункциональных модулей нижней челюсти при исследовании флуктуирующей асимметрии (Ялковская и др., 2014; Leamy, 1993; Klingenberg et al., 2001, 2003).

Таким образом, целью данной работы является описание морфологической изменчивости и дивергенции хромосомных рас малой лесной мыши на основе методов геометрической морфометрии с использованием модульного подхода к анализу формы нижней челюсти.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работу включены выборки малой лесной мыши из восьми различных географических точек, охватывающих все три хромосомные группы вида, которые были выделены на основе молекулярно-генетических методов исследования филогении вида (рис. 1). Восточно-европейская хромосомная форма представлена выборками со Среднего и Южного Урала (Шигаево, Уфа, Кувандык), южно-европейская хромосомная форма — двумя выборками с Кавказа — Кавказский и Тебердинский заповедники, азиатская хромосомная раса представлена выборками с Алтая и Казахстана. В качестве внешней группы мы использовали близкородственный вид — желтогорлую мышь *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834, которая представлена тремя выборками из Удмуртии, Самарской и Оренбургской областей. В работе использованы однородные в возрастном отношении выборки — зрелые сеголетки. Всего 112 особей малой лесной мыши и 39 — желтогорлой.

В качестве объекта для изучения методами геометрической морфометрии выбрана нижняя челюсть грызунов, которая служит хорошим модельным объектом для описания модульной структуры и морфологической изменчивости животных. Она состоит из двух симметричных (левой и правой) половин, каждая из которых сформирована зубной костью с четырьмя морфогенетическими областями, а именно, нижнечелюстным телом и тремя отростками (Atchley, Hall 1991; Atchley, 1993; Klingenberg et al., 2003; Monteiro, dos Reis, 2005). Для описания формы правой нижней челюсти нами использована уже стандартная схема расстановки 16-ти меток-ландмарок, дополненная 41-й полуметкой для более полного описания конфигурации нижней челюсти (рис. 2).

Разделение целостной структуры нижней челюсти на два морфофункциональных модуля проводили, опираясь на работу Андерсон с соавторами (Anderson et al., 2014): передний модуль — альвеолярная область, и задний — восходящая ветвь, включающая в себя три

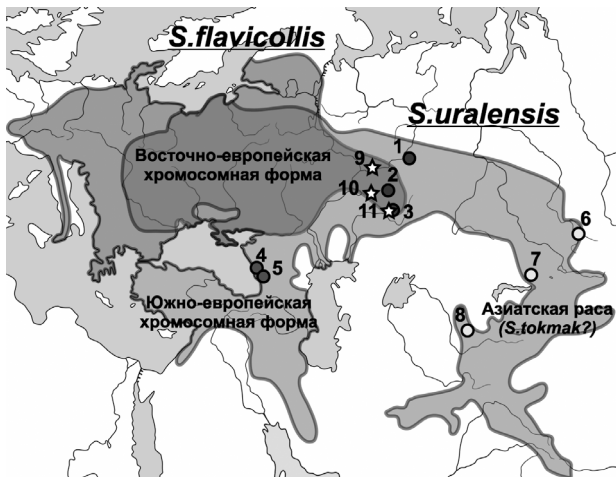


Рис. 1. Карта-схема ареалов малой лесной и желтогорлой мышей и размещения выборов.

S. uralensis: восточно-европейская хромосомная форма: 1 – Свердловская обл., Шалинский р-н, д. Шигаево ($n = 24$); 2 – Республика Башкортостан, г. Уфа ($n = 11$); 3 – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, г. Кувандык ($n = 28$); южно-европейская хромосомная форма: 4 – Краснодарский край, Кавказский заповедник, с. Красная Поляна ($n = 20$); 5 – Республика Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, г. Теберда ($n = 11$); азиатская раса: 6 – Республика Алтай, Улаганский р-н, Алтайский заповедник, оз. Телецкое ($n = 7$); 7 – Казахстан, Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, п. Каркаралинска ($n = 4$), 8 – Казахстан, Южно-Казахстанская обл., Тoleбийский р-н, заповедник «Аксу-Джабаглы» ($n = 7$);

S. flavicollis: 9 – Республика Удмуртия, Кизнерский р-н, с. Пыжман ($n = 8$); 10 – Самарская обл., с. Богатое ($n = 12$); 11 – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, г. Кувандык ($n = 19$).

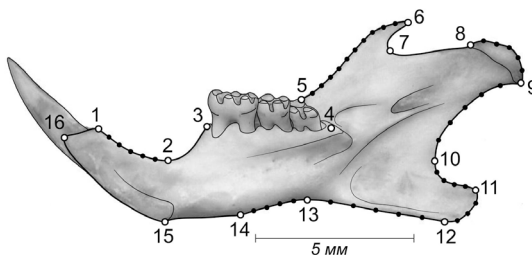


Рис. 2. Размещение меток-ландмарок (1–16) и семиландмарок, характеризующих изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти малой лесной мыши.

отростка. Граница между модулями проведена по линии ландмарков 5–4–13, которые входят в оба модуля, при рассмотрении их отдельно друг от друга. С помощью вычисления коэффициента ковариации RV в сочетании с перестановочным (permutation) тестом, гипотеза о структурном разделении нижней челюсти на 2 модуля была подтверждена на высоком уровне значимости ($RV=0.45$, $p < 0.001$).

Изображения лингвальной стороны нижних челюстей вводили в компьютер через планшетный сканер Epson V37 с разрешением 1200 dpi. Оцифровку проводили с помощью экранного дигитайзера tpsDig2 (Rohlf, 2013), все расчеты проводили в программах MorphoJ (Klingenberg, 2011) и PAST 2.14 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для апробации модульного подхода были выбраны три выборки малой лесной мыши со Среднего и Южного Урала, относящихся к восточно-европейской хромосомной форме европейской расы. Для них был проведен канонический анализ по прокрустовым координатам 57 ландмарков, описывающих целостную конфигурацию нижней челюсти (рис. 3). Вдоль первой канонической оси (77.85% общей дисперсии) была выявлена географическая изменчивость с юга на север. Вдоль второй оси (22.15% общей дисперсии) — обособленность выборки из Уфы. На рис. 3 также представлены конфигурации формы нижней челюсти малой лесной мыши, характерные для данных

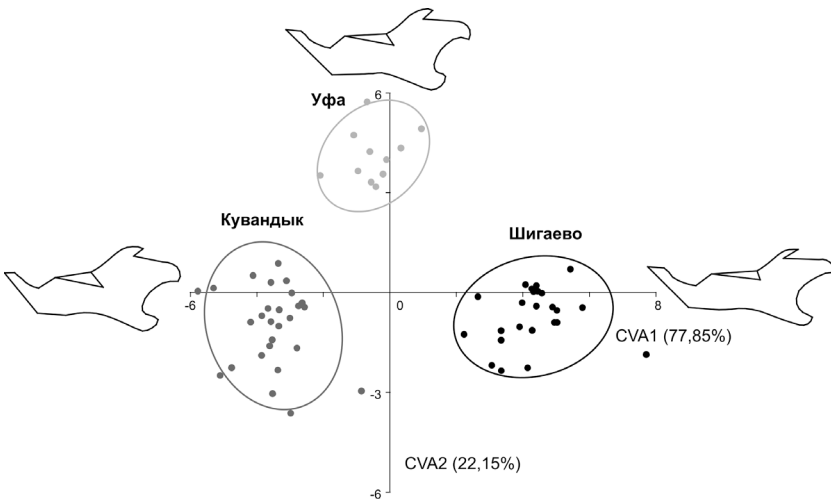


Рис. 3. Результаты канонического анализа формы нижней челюсти малой лесной мыши на Среднем и Южном Урале. Вдоль осей показаны контурные конфигурации нижней челюсти.

выборок. Видно, что северные особи (Шигаево) отличаются более грацильной формой нижней челюсти, удлиненной диастемой и зубным рядом, вытянутыми в дорзальном направлении отростками. Челюсти южных представителей (Кувандык), наоборот, имеют более робастный вид, укороченную диастему и зубной ряд, расширенные мощные отростки. Нижняя челюсть малой лесной мыши из Уфы имеет промежуточные черты и отличается сильно укороченным угловым отростком.

Затем канонический анализ был проведен отдельно для обоих модулей нижней челюсти малой лесной мыши (рис. 4). Изменения формы переднего модуля отражают географическую изменчивость с юга на север вдоль первой оси, вдоль второй также проявилась обособленность выборки из Уфы. Данная картина напоминает разброс выборок для целостной конфигурации нижней челюсти. В пространстве первой и второй канонических осей CVA1–CVA2 для заднего модуля не выделяется закономерных различий. Таким образом, на внутривидовом уровне можно заключить, что изменчивость общей структуры нижней челюсти малой лесной мыши в большей степени задается изменчивостью переднего модуля, нежели заднего.



Рис. 4. Результаты канонического анализа, проведенного отдельно для переднего и заднего модулей нижней челюсти малой лесной мыши на Среднем и Южном Урале.

Для выявления морфологических особенностей изменчивости нижней челюсти на меж- и внутривидовом уровнях был проведен канонический анализ для трех хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши, которая была выбрана в качестве внешней группы. При рассмотрении целостной конфигурации нижней челюсти на первую каноническую ось CVA1 выходят межвидовые

различия — обособляется желтогорлая мышь (рис. 5). Вдоль второй канонической оси CVA2 проявляются внутривидовые межрасовые различия в выборках малой лесной мыши. Видно, что восточно-европейская и южно-европейская хромосомные формы близки между собой, а азиатская раса расположена в отдалении от них. Это соответствует известной молекулярно-генетической филогении хромосомных групп *S. uralensis*.

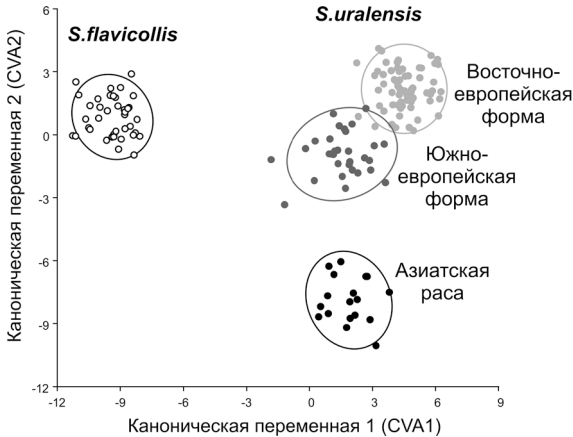


Рис. 5. Результаты канонического анализа формы нижней челюсти трех хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши.

Также, как и для уральских выборок, была рассмотрена изменчивость переднего и заднего модулей нижней челюсти по отдельности для хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши. Расположение выборок в пространстве канонических осей CVA1-CVA2 для заднего модуля сходно с таковым для целостной структуры нижней челюсти — проявляется обособление желтогорлой мыши (рис. 6). По переднему модулю, имеющему большой размах внутригрупповой изменчивости по форме, не проявляется четкая морфологическая дифференциация выборок, даже на межвидовом уровне.

Таким образом, можно предположить, что передний модуль нижней челюсти мышей отражает в большей степени внутривидовую, даже внутривидовую, изменчивость, например, географическую или биотопическую. Изменчивость формы заднего модуля нижней челюсти отражает межвидовые различия малой лесной и желтогорлой мышей и предполагает большой филогенетический сигнал, заключенный в исследуемых морфологических признаках.

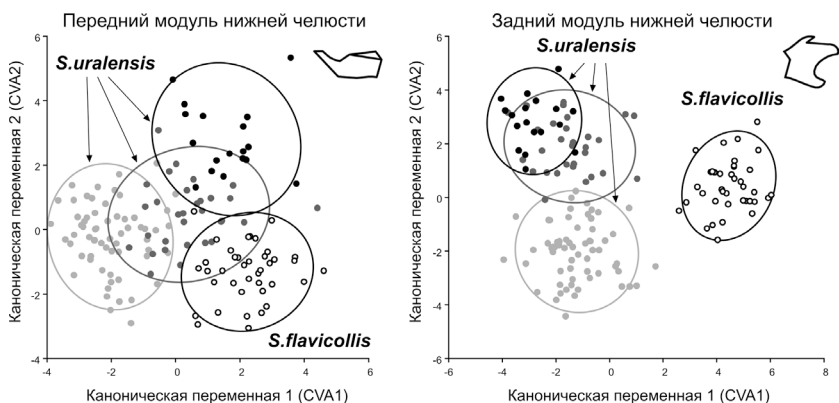


Рис. 6. Результаты канонического анализа, проведенного отдельно для переднего и заднего модулей нижней челюсти трех хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши. Обозначения как на рис. 4.

Более отчетливо обнаруженная закономерность проявляется при кластерном анализе, проведенном по каноническим ординатам по трем осям на индивидуальном уровне, как для целостной морфоструктуры нижней челюсти, так и отдельно для переднего и заднего модулей (рис. 7). При рассмотрении результатов анализа целостной конфигурации видно, что исследуемые выборки четко расходятся на межвидовые и межрасовые группировки. Различия между ними иерархически выстраиваются в ряд внутривидовые, межрасовые, межвидовые, и соответствуют молекулярной филогении. *S. flavicollis* имеет наибольшее удаление. Представители азиатской расы занимают промежуточный уровень морфологической дифференциации, который, однако, недостаточен для выделения данной группы в качестве самостоятельного вида — *S. tokmak*.

При анализе, проведенном отдельно по переднему и заднему модулям, получены различные результаты. По переднему модулю не выявлено закономерной иерархии, видны включения представителей одних групп в кластеры других, а кластер желтогорлой мыши оказался вложен в кластер малой лесной мыши. Это подтверждает высказанное ранее предположение о широком размахе изменчивости переднего модуля нижней челюсти, который, вероятно, отражает экологические особенности исследуемых животных. Для заднего модуля, напротив, характерно разделение на отдельные кластеры на межвидовом уровне. Видно, что картина та же, что и для целостной морфоструктуры. Таким образом, именно задний модуль несет основную филогенетическую нагрузку.

ВЫВОДЫ

1. Морфологическая дивергенция представителей трех хромосомных групп малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* и близкого вида — желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis*, оцененная по целостной морфоструктуре нижней челюсти соответствует известной молекулярной филогении, т.е. морфологические данные содержат филогенетический сигнал.

2. Модульный подход к анализу изменчивости формы нижней челюсти позволяет выявить вклад разных модулей в формирование филогенетического сигнала целостной морфоструктуры.

3. Передний модуль нижней челюсти малой лесной мыши, включающий ее тело и резцовую часть, у восточно-европейской хромосомной формы проявляет географическую изменчивость и другие формы внутривидовой изменчивости, но при межвидовом сравнении не отражает филогенетические отношения.

4. Задний модуль нижней челюсти, характеризующий изменчивость ее ветви, несущей сочленовный, венечный и угловой отростки, при оценке межвидовых отношений вносит основной вклад в проявление межвидовой и межрасовой дивергенции, соответствующей молекулярной филогении.

Автор благодарит д.б.н., проф. А.Г. Васильева и д.б.н. И.А. Васильеву за совместное обсуждение методики и результатов исследования, к.б.н. Н.Е. Колчеву за предоставленный коллекционный материал. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-04-31952), программы поддержки ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4) и программы УрО РАН (проект № 15-12-4-25).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов А.С. Аллозимная изменчивость малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) и оценка уровня дивергенции хромосомных форм этого вида // Генетика. 2004. Т. 40, № 8. С. 1099–1112.
- Богданов А.С., Атопкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 3. С. 276–292.
- Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е. и др. Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода *Sylvaemus* по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Генетика. 2012. Т. 48, № 2. С. 211–224.
- Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавцева И.В. и др. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных блоков прицентромерных районов хромосом малых лесных мышей *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 2010. Т. 46, № 6. С. 805–816.

- Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 6. С. 583–600.
- Челомина Г.Н., Атопкин Д.М. Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК // Молекулярная биология. 2010. Т. 44, № 5. С. 792–803.
- Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общ. биологии. 2014. Т. 75, № 5. С. 385–393.
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary Biology. 2014. V. 14. P. 85–93.
- Atchley W.R. Genetic and developmental aspect of variability in the mammalian mandible // The Skull / J. Hanken and B.K. Hall (eds.). Chicago: Univ. of Chicago Press, 1993. P. 207–247.
- Atchley W.R., Hall B.K. A model for development and evolution of complex morphological structures // Biol. Rev. 1991. V. 66. P. 101–157.
- Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. New York: Cambridge Univ. Press, 1991. 435 p.
- Cheverud J.M. Developmental integration and the evolution of pleiotropy // American Zoology. 1996. V. 36. P. 44–50.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4, № 1.9 p.
- Klingenberg C.P., Leamy L.J., Routman E.J., Cheverud J.M. Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics // Genetics. 2001. V. 157. P. 785–802.
- Klingenberg C.P., Mebus K., Auffray J.-C. Developmental integration in a complex structure: how distinct are modules in the mouse mandible? // Evolution and Development. 2003. V. 5, № 5. P. 522–531.
- Klingenberg C.P. Developmental constraints, modules and evolvability // Variation. San Diego: Academic Press. 2005. P. 219–247.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. 2011. V. 11. P. 353–357.
- Leamy L.J. Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible // Genetica. 1993. V. 89. P. 139–153.
- Monteiro L.R., dos Reis S.F. Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trionomys* (Rodentia: Echimyidae) // J. Zool. Syst. Res. 2005. V. 43, № 4. P. 332–338.
- Rohlf F.J. TpsDig2 version 2.17: SUNY at Stony Brook, 2013. (program).
- Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of land-marks // Systematic Zoology. 1990. V. 39, № 1. P. 40–59.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.