

Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых,
посвященной Году экологии в России
27–31 марта 2017 г.



Екатеринбург

2017

УДК 574 (061.3)

Э 40



Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 27–31 марта 2017 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: ИД «ЛИСИЦА», 2017. — 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной Году экологии в России «Экология: факты, гипотезы, модели». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 27 по 31 марта 2017 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 использована фотография победителя фотоконкурса конференции В.В. Кукарских «Кольца судьбы».

ISBN 978-5-9500954-4-3



9 785950 095443

© Авторы, 2017

© ИЭРиЖ УрО РАН, 2017

© Оформление, ИД «ЛИСИЦА», 2017

Соотношение морфологической и генетической дивергенции лесных мышей рода *Sylvaemus*

Ю.В. Городилова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, морфокартирование, лесные мыши, *Sylvaemus uralensis*.

ВВЕДЕНИЕ

Сравнение молекулярно-генетических и морфологических данных о живых организмах в последние годы приобретает все большую популярность и актуальность (Васильева, Васильев, 2011; Васильев и др., 2016; Ефимов и др., 2016; MacLeod, 2002; Cardini, Elton, 2008; Klingenberg, Gidaszewski, 2010). Метод позволяет уточнять таксономическое положение исследуемых групп животных, оценивать их морфологическое и генетическое разнообразие. С помощью современных методов геометрической морфометрии возможно проведение процедуры морфокартирования (Maddison, 1991), то есть вписывание молекулярно-генетических данных в виде соответствующих деревьев в морфопространство, полученное при описании изменчивости формы определенных морфологических структур.

При изучении внутривидового разнообразия малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pallas был выявлен высокий филогенетический сигнал, содержащийся в изменении формы нижней челюсти животных (Городилова, Васильева, 2014; Городилова, 2015). Также было показано высокое соответствие молекулярным данным, согласно которым в пределах группы *S. uralensis* имеется определенная структура. Однако мнения относительно самой структуры разнятся. Согласно одним работам, внутри вида *S. uralensis* выделяется две хромосомные расы: европейская, включающая южно- и восточно-европейские формы, и азиатская (Богданов и др., 2009; Карамышева и др., 2010; Богданов и др., 2012; Рубцов и др., 2015). Другие генетики (Челомина, Атопкин, 2010) предлагают азиатскую расу выделить в качестве отдельного вида — *Sylvaemus tokmak* Severtsov, 1873. Согласно описанию в книге «Млекопитающие России» (Павлинов, Лисовский, 2012) надвид *S. uralensis* включает 2 полувида: *S.(u.) uralensis* Pallas, 1811 — малая лесная мышь (соответствует европейской расе, включает уральские и кавказские популяции) и *S.(u.) kastschenkoi* Kuznetsov, 1932 — алтайская лесная мышь, которая соответствует азиатской расе. То есть

до сих пор остается не решенным вопрос таксономического статуса внутривидовых форм лесных мышей. Рассмотрение уральских, кавказских и алтайских выборок в качестве отдельных групп в общем морфопространстве с другими видами рода *Sylvaemus* может способствовать решению описанной задачи. При описании морфологических данных мы придерживаемся последней классификации.

Таким образом, цель работы — оценить соотношение молекулярно-генетической филогении и морфологической дивергенции лесных мышей рода *Sylvaemus* и выявление филогенетического сигнала, содержащегося в разнообразии формы нижней челюсти животных, с помощью методов геометрической морфометрии

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работу включены выборки 7 видов и спорных таксономических форм рода *Sylvaemus*: *S. sylvaticus* — европейская лесная мышь, *S. flavicollis* — желтогорлая мышь, *S. fulvipectus* — желтобрюхая мышь, *S. ponticus* — северокавказская мышь, *S.(u.) uralensis* — малая лесная мышь и *S.(u.) kastschenkoii* — алтайская лесная мышь. В качестве внешней группы в исследование добавлены 2 вида рода *Apodemus*: *A. agrarius* — полевая мышь, *A. peninsulae* — восточноазиатская мышь.

Изучали однородные в возрастном отношении группы зрелых сеголеток. Общий объем изученного материала составил 266 экз. Использовали материалы из краниологических коллекций музеев ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург), ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), ИЭГТ РАН (г. Нальчик) и МГУ (г. Москва), также материалы сборов сотрудников лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН и к.б.н. Н.Е. Колчевой.

Для описания формы правой нижней челюсти методами геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004, Klingenberg, 2011) использовали стандартную схему расстановки 16-ти меток-ландмарок (рис. 1). По прокрустовым остаткам, характеризующим изменчивость формы нижней челюсти, проведен расчет главных компонент формы, канонический анализ и морфологическое картирование гипотетических укорененных филограмм. Использовали алгоритм невзвешенной квадратирующей парсимонии Мэддисона (Maddison, 1991), позволяющий оценить степень соответствия морфометрических отношений между таксонами структуре тестируемого филогенетического дерева, и реализованный в программе MorphoJ (Klingenberg, 2011).

В качестве косвенного экологического критерия дифференциации внутри- и межвидовых групп вычислили морфо-экологические индексы нижней челюсти, полученные на основе четырех характерных промеров — *A*, *B*, *C* и *D* (см. рис. 1):

темпорально-резцовый — $TI=C/A$;
 темпорально-молярный — $TI=C/B$;
 массетерно-резцовый — $MI=D/A$;
 массетерно-молярный — $MI=D/B$.

Указанные четыре индекса (Anderson et al., 2014) позволяют выявить морфо-функциональные особенности нижней челюсти, связанные с различиями в механике обработки пищи грызунами и дают возможность количественно оценить их трофическую специализацию.

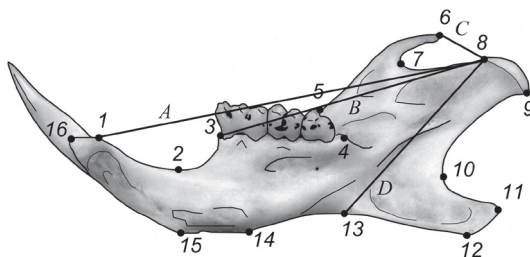


Рисунок 1. Размещение меток-ландмарок (1–16), характеризующих изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти малой лесной мыши, и промеров, необходимых для вычисления морфо-экологических индексов: А — резцовый, В — молярный, С — темпоральный, D — массетерный.

В качестве проверяемой молекулярно-генетической гипотезы дивергенции видов рода *Sylvaemus* была выбрана филогенетическая модель, построенная по данным секвенирования нуклеотидных последовательностей митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (*COI*) отдельных особей нескольких видов лесных мышей (Богданов и др., 2012), на которую мы опирались при подборе материала. Эта дендрограмма в нашем исследовании обозначена как базовая молекулярная филогения (рис. 2А). С использованием данных генбанка (GenBank) построена модель на основе нуклеотидных последовательностей митохондриального гена цитохрома b (*cytb*), которая в целом близка по структуре к базовой. Расчеты провели в программе MEGA 5 (Tamura et al., 2011). Также построили вспомогательные модели минимальной эволюции с наименьшей длиной дерева и лучевую модель (bush) филогении с максимальной длиной дерева (рис. 2Б, 2В).

Все модели характеризуются показателем длины дерева (TL), высчитанным при применении перестановочного теста в 10 000 реплик, уровень значимости при этом показывает вероятность найти еще более короткое дерево. Значения длин деревьев от каж-

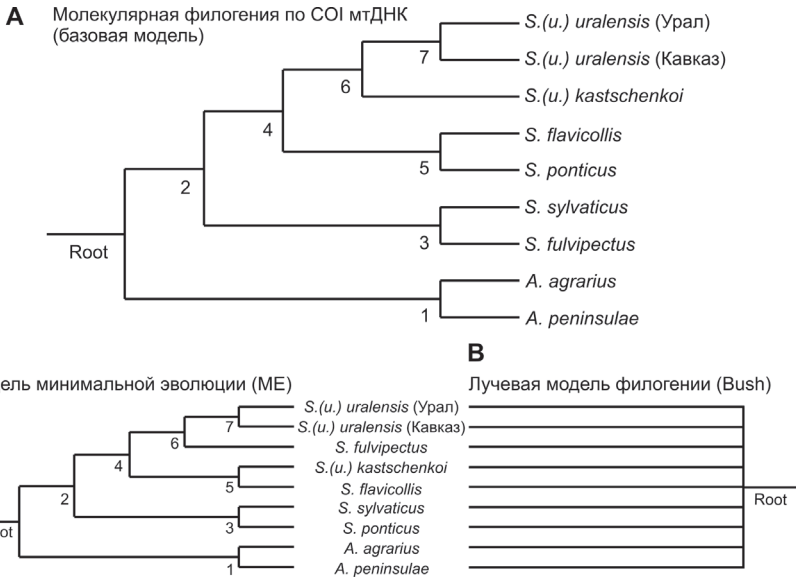


Рисунок 2. Филогенетические дендрограммы 9 таксономических групп мышей родов *Sylvaemus* и *Arodemus*: А — молекулярная филогения, построенная по COI мтДНК, — базовая модель (Богданов, Стахеев и др., 2012), Б — модель минимальной эволюции (ME), В — лучевая модель филогении (Bush).

дой модели используются при оценке уровней филогенетического сигнала, гомоплазии и синапоморфии. Оценка филогенетического сигнала в данном случае — это сопоставление морфологических и молекулярно-генетических данных об одних и тех же таксономических группах. Гомоплазия проявляется в параллелизме морфологического сходства объектов, не связанных близким родством. Индекс гомоплазии (Homoplasy index, *HI*) вычисляется как обратная величина индекса соответствия (Consistency index, *CI*), то есть отношения длины минимального дерева (*m*) к длине базового (*s*). Синапоморфия — это сходство нескольких сравниваемых групп по производному состоянию признака. Уровень синапоморфии отражает индекс удерживания (Retention index, *RI*) — отношение разницы длины лучевого дерева (*g*) и базового к разнице лучевого и минимального). Формулы индексов:

$$CI = m/s;$$

$$HI = 1 - CI;$$

$$RI = (g - s) / (g - m).$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведена оценка морфологической дивергенции видов и внутривидовых форм 9 таксономических групп мышей родов *Sylvaemus* и *Apodemus* в общем морфопространстве с помощью анализа главных компонент, вычисленных по прокрустовым остаткам конфигураций нижней челюсти животных (рис. 3). Исследуемые виды представлены в виде центроидов выборок. На рисунке 3 также показан результат морфологического картирования молекулярной филогении по цитохромоксидазе, то есть вписывание филогенетического дерева базовой модели в пространство главных компонент. Филогенетический сигнал значим, уровень значимости минимален ($TL = 0.0038$, $p = 0.0472$). В пространстве 1-й и 2-й главных компонент отражается отчетливое разделение выборок родов *Sylvaemus* и *Apodemus*. Важно отметить довольно отдаленное положение полувида *S.(u.) kastschenkoii* — алтайской лесной мыши от малой лесной *S.(u.) uralensis*. Что согласуется с изложенным выше их систематическим описанием и доказывает их дивергенцию в рамках надвида *S. uralensis*.

Подобная процедура морфокартирования была проведена и на основании канонического анализа морфометрических данных формы нижней челюсти мышей ($TL = 67.35$, $p = 0.0187$). Получен схожий с анализом главных компонент результат. Отчетливое разделение родов *Sylvaemus* и *Apodemus*, обособленное положение *S. sylvaticus* — европейской, *S. flavicollis* — желтогорлой, *S. fulvipectus* — желтобрюхой мышь, и *S. ponticus* — северокавказской мышью. Дивергенция алтайской и малой лесной мышью отчетливо проявляется вдоль третьей канонической переменной.

В полученных при описании формы нижней челюсти мышью методами геометрической морфометрии данных, содержится высокий филогенетический сигнал. Это подтверждается значениями индексов гомоплазии и удерживания. В таблице представлены значения индексов, высчитанных при анализе главных компонент и каноническом анализе по двум молекулярным моделям, построенным для цитохромоксидазы и для цитохрома *b*. В обоих случаях уровень гомоплазии относительно невисок, хотя при рассмотрении модели, построенной по цитохрому *b*, ниже. При этом уровень синапоморфии относительно высок. Все это указывает на отчетливый филогенетический сигнал.

Для дополнительной проверки таксономического статуса спорных таксономических форм — малой лесной и алтайской лесной мышью были вычислены морфо-экологические индексы нижней челюсти. В качестве внешней группы в исследование добавлена желтогорлая

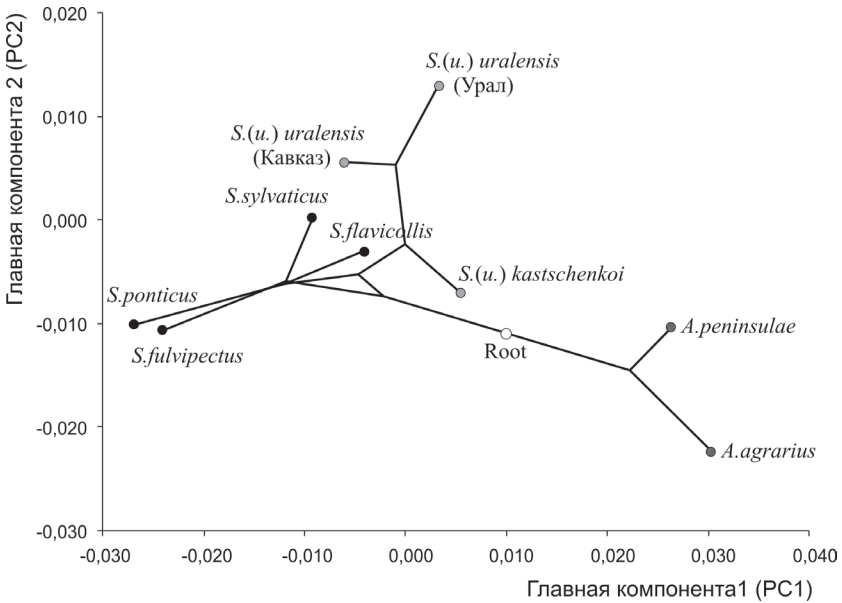


Рисунок 3. Результат морфологического картирование базовой молекулярной филогении мышей родов *Sylvaemus* и *Arodemus* для генов *COI* мтДНК на основе главных компонент прокрустовых координат формы нижней челюсти.

Таблица. Значение показателей оценки филогенетического сигнала у мышей родов *Sylvaemus* и *Arodemus* для генов *COI* и *Cyt b* мтДНК при анализе главных компонент и каноническом анализе морфологических данных по форме нижней челюсти

Показатель	Главные компоненты		Канонический анализ	
	Ген <i>COI</i> мтДНК	Ген <i>Cyt b</i> мтДНК	Ген <i>COI</i> мтДНК	Ген <i>Cyt b</i> мтДНК
Длина дерева, TL (уровень значимости, p)	0.0038 (0.0472)	0.0036 (0.0233)	67.35 (0.0187)	65.64 (0.0063)
Длина дерева минимальной эволюции, TL_{ME} (p)	0.0032 (0.0014)		58.93 (<0.0001)	
Длина лучевого дерева, TL_{Bush} (p)	0.0071 (1.000)		123.20 (1.000)	
Индекс соответствия, CI	0.845	0.875	0.882	0.898
Индекс удерживания, RI	0.846	0.869	0.888	0.895
Индекс гомоплазии, HI	0.155	0.125	0.118	0.102

мышь. Наибольшие различия проявились по массетерно-резцовому (*MI*) и массетерно-молярному (*MM*) индексам (рис. 4).

Алтайская мышь *S.(u.) kastschenkoi* имеет даже большее отличие от малой лесной, чем желтогорлая. Что, несомненно, указывает на ее морфо-функциональные и экологические особенности, проявляющиеся в механике обработки пищи, что ведет к трофической специализации. То есть алтайская мышь имеет не только молекулярно-генетические особенности и отличается от уральской и кавказской форм малой лесной мыши, но и экологическую уникальность. Также алтайская мышь имеет довольно узкую зону гибридизации с представителями уральской формы *S. uralensis* на территории Омской области. Полученные данные указывают на возможность присвоения алтайской мыши видового статуса.

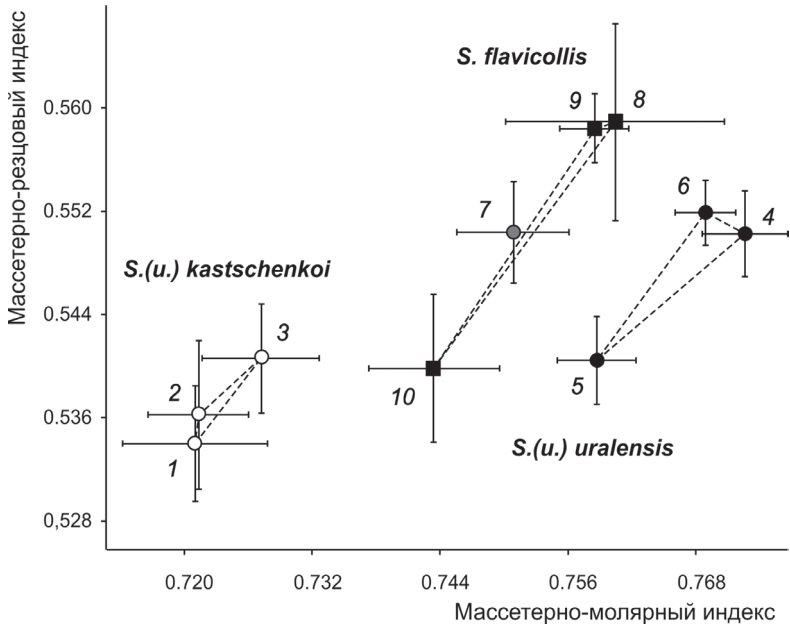


Рисунок 4. Средние значения мандибулярных индексов (*MI*, *MM*) с учетом их стандартных ошибок в изученных выборках мышей: алтайская лесная (1–3), малая лесная (4–6 – уральская и 7 – кавказская формы), желтогорлая (8–10).

ВЫВОДЫ

Установлено, что уровень взаимной морфологической дивергенции видов и внутривидовых форм лесных мышей рода *Sylvaemus* в общем морфопространстве в значительной степени отражает их молекулярно-генетические филогенетические отношения.

На основе морфологического картирования молекулярной филогении методами геометрической морфометрии выявлен значимый филогенетический сигнал, содержащийся в морфологии нижней челюсти лесных мышей.

Установлено, что уровень морфологической дивергенции спорных таксономических форм — малой лесной и алтайской лесной мышей, считающихся полувидами в составе надвида *Sylvaemus uralensis*, соответствует масштабу типичных межвидовых различий для представителей рода *Sylvaemus*, они экологически специализированы и могут рассматриваться в качестве самостоятельных видов.

Автор благодарит проф., д.б.н. А.Г. Васильева и д.б.н. И.А. Васильеву за совместное осуждение методики и результатов исследования. Работа выполнена при поддержке проекта комплексных исследований УрО РАН № 15–12–4–25.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов А.С., Атошкин 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.
- Васильева И.А., Васильев А.Г. Опыт морфологического картирования филогенетических связей в трибе *Clethrionomyini*: дивергенция или параллелизм? // Териофауна России и сопредельных территорий: Междунар. совещ.: IX Съезд Териол. о-ва при РАН, 1–4 февр. 2011 г., г. Москва. М.: КМК, 2011. С. 90.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Гордилова Ю.В. Морфологическое картирование молекулярной филогении представителей подсемейства Murinae и оценка филогенетического сигнала для разных морфоструктур // Териофауна России и сопредельных территорий: Междунар. совещ.: X Съезд Териол. о-ва при РАН, 1–5 февр. 2016 г., г. Москва. М.: КМК, 2016. С. 65.
- Гордилова Ю.В. Модульный подход к изучению морфологической дивергенции хромосомных рас малой лесной мыши // Экология: факты, гипотезы, модели. Мат.-лы Всеросс. конф. молодых ученых, посвященной 170-летию В.В. Докучаева, Гощицкий. Екатеринбург, 2015. С. 31–41.

- Городилова Ю.В., Васильева И.А. Геометрическая морфометрия нижней челюсти хромосомных рас малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811): таксономический и экологический аспекты // Успехи современного естествознания. 2014. Вып. № 11(1). С. 19–24.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю., Литвинов Ю.Н. Комбинирование и оценка конгруэнтности филогенетических сигналов от нескольких генов с помощью геометрического подхода // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 6. С. 816–822.
- 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., Лисовский А.А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Т-во научн. изд. КМК Москва, 2012. С. 604.
- Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Богданов А.С. и др. Сравнительный анализ гомологии ДНК прицентромерных районов хромосом лесных мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus* // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1423–1432.
- 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.
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary Biology. 2014. V. 14. P. 85–93.
- Cardini A., Elton S. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons // Biological Journal of the Linnean Society. 2008. V. 93. P. 813–834.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. 2011. V. 11. P. 353–357.
- Klingenberg C.P., Gidaszewski N.A. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data // Systematic biology. 2010. V. 59. T. 3. P. 245–261.
- MacLeod N. Phylogenetic signals in morphometric data // Morphometrics, shape, and phylogeny / Eds MacLeod N., Forey P. L.: Taylor and Francis, 2002. P. 100–138.
- Maddison W.P. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. // Systematic Zoology. 1991. V. 40. P. 304–314.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N et al. MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetic Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. 2011. V. 28. T. 10. P. 2731–2739. (programm)
- 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.