

УДК 599.323.4:591.431.4: 575.24

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДОВАНИЕ НЕТИПИЧНОЙ ФОРМЫ ANTERIOR LOBE M¹ У *LEMMUS TRIMUCRONATUS CHRYSOGASTER* (RODENTIA, ARVICOLINAE)

© 2025 г. М. И. Чепраков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144, Россия

e-mail: Cheprakov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 15.06.2024 г.

После доработки 04.10.2024 г.

Принята к публикации 05.10.2024 г.

На материале из лабораторных колоний установлено, что изменчивость отклонений от типичной формы (tf) anterior lobe M¹ у леммингов рода *Lemmus* образует билатеральный морфологический модуль, обозначенный как нетипичная форма (AF). Выявлено три морфотипа AF, отличающиеся по степени сложности. Основная составляющая модульной изменчивости – увеличение частоты особей с фенотипом AF и степени выраженности этого фенотипа с возрастом. Расщепление в потомстве на AF и tf особей в различных вариантах скрещивания не противоречит гипотезе моногенного наследования этих вариаций. Особи с фенотипом tf являются рецессивными гомозиготами. Иногда среди них могут присутствовать непроявившиеся гетерозиготы. Какой фенотип (tf или AF) реализует гетерозигота может зависеть от номера выводка и (или) от влияния генов-модификаторов. Доминантные гомозиготы считаются нежизнеспособными.

Ключевые слова: лемминги, *Lemmus*, нетипичная форма anterior lobe M¹, изменчивость, наследование

DOI: 10.31857/S1026347025030069

Передняя непарная петля (anterior lobe) M¹ (первого верхнего моляра) консервативный элемент жевательной поверхности в подсемействе Arvicolinae (Громов, Поляков, 1977, Агаджанян, 2009, Бородин, 2009). У грызунов встречаются мутантные гены, вызывающие изменения фенотипов моляров в том числе M¹ (Marangoni *et al.*, 2015). Эволюционное значение могут иметь такие новые мутации, которые способствуют появлению ранее неизвестных фенотипических структур зубов (Hulsey *et al.*, 2020).

Было показано, что нетипичная форма anterior lobe M¹ может встречаться у копытных леммингов (*Dicrostonyx* sp.) (Markova, Smirnov, 2018, Чепраков, 2022). Исследование подобной изменчивости для леммингов рода *Lemmus* проводится впервые. Наличие нетипичной формы anterior lobe M¹ у особей в выборках основателей лабораторных колоний, отловленных в разные годы в одной и той же местности с интервалом в семь лет, говорит об устойчивом присутствии изучаемого признака у особей в этом локалитете. *Lemmus trimucronatus chrysogaster* Allen, 1903 (азиатский подвид бурого лемминга) населяет Чукотский п-ов к востоку от устья реки Колымы, встречается на северном побережье Гижигинской губы Охотского моря в Магаданской области и юго-западной окраине п-ва

Камчатка в Усть-Большерецком районе Камчатского края (Abramson *et al.*, 2018, 2022; Abramson, Petrova 2018). Другие представители бурого лемминга, *L. trimucronatus* Richardson, 1825 обитают в Северной Америке на Аляске и на севере Канады (Fedorov *et al.*, 1999, 2003; Abramson *et al.*, 2022). Возможное отнесение формы *chrysogaster* к виду *L. nigripes* True, 1894, предложенное группой авторов (Spitsyn *et al.*, 2021) и поддержанное в монографии (Kryštufek, Shenbrot, 2022), требует проведения дальнейших исследований (Abramson *et al.*, 2022).

Целью настоящей работы является: выявление и описание морфотипической и фенотипической изменчивости отклонений от типичной формы anterior lobe M¹ у *L. trimucronatus chrysogaster*; выявление факторов, влияющих на эту изменчивость; оценка модульности изменчивости изучаемых признаков и выявление характера наследования фенотипа Atypical Form на материале из лабораторных колоний.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Леммингов для исследования содержали при комнатной температуре (16 ± 2.0°C), естественном фотопериоде (Екатеринбург, 56°48' с.ш.) и при

свободном доступе к воде и корму. Детенышей индивидуально метили и отсаживали от родителей в 25–30 дней, а в возрасте более 1.5 мес. формировали пары. Летом кормили травяной смесью, овсом и мхом. В другие сезоны давали морковь, яблоки, зерна овса и мох.

В исследовании использовали выборки черепов из двух лабораторных колоний. Основатели колоний были пойманы в окрестностях пос. Западный Чаунского района Чукотского АО (69°36' с.ш., 170°36' в.д.) в 1978 и 1985 годах.

Летом 1978 года около полутора десятков леммингов было завезено в виварий (из них основателями первой колонии стали 7 самок и 4 самца), черепов — 883 шт., присутствуют особи 1–7 поколений.

Основателями второй колонии стали 4 самки и 5 самцов, завезенные в 1985 году, черепов — 148 шт., присутствуют особи 1–4 поколений.

Фенотип типичной формы anterior lobe M1 *Lemmus* обозначен как tf. Выявленный признак обозначен как нетипичная форма (atypical form) anterior lobe M1, а фенотип, маркированный этим признаком, обозначен как AF. Для фенотипа tf характерно наличие выпуклой передней поверхности anterior lobe M1 (рис. 1, 1). На рис. 1 приведены цифровые фотографии зубов отдельных особей. Фенотип AF представлен тремя морфотипами (рис. 1, 2.1–2.3). Первый (2.1) морфотип AF имеет слабовыраженный дополнительный входящий угол. У второго (2.2) морфотипа AF наблюдается средняя степень выраженности этого угла. У третьего (2.3) морфотипа AF дополнительный входящий угол наиболее выражен.

Всего выявлено 149 моляров (7.23% из 2062), имеющих дополнительный входящий угол на передней поверхности передней доли M1, и 99 особей (9.6% из 1031), имеющих фенотип AF.

При статистической обработке данных использовали пакет программ StatSoft STATISTICA for Windows 6.0: статистика χ^2 , точный критерий Фишера — Fisher exact test (Fisher exact), ранговая корреляция Спирмена — Rs, логлинейный анализ (LLA).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Модульность встречаемости первого верхнего моляра с дополнительным входящим углом на передней доле

Наиболее простой билатеральный модуль представляет собой взаимосвязь (корреляцию) изменчивости морфологических признаков на левой и правой стороне челюсти. Это первый уровень морфологической модульности (Klingenberg, 2014; Esteve-Altava, 2017a, b). Ранговая корреляция Спирмена (Rs) между отсутствием или присутствием дополнительного входящего угла (градации 0 и 1) на передней доле M1 на левой и правой сторонах челюсти в совместной выборке составляет 0.65 ($N = 1031$, $P < 1 \cdot 10^{-4}$, для всех выборок), в первой колонии равна 0.63 ($N = 883$), во второй — 0.71 ($N = 148$). У леммингов в возрасте 1–5 мес. Rs равна 0.62 ($N = 818$), а в возрасте больше 6 мес. составляет 0.69 ($N = 213$); у самок равна 0.67 ($N = 517$), а у самцов составляет 0.62 ($N = 514$). Распределение особей, имеющих добавочные элементы на передней доле M1 на левой, на левой и правой и на правой сторонах челюсти, является симметричным и соответствуют отношению 1 : 2 : 1 ($\chi^2 < 1.0$, $df = 2$, $P = 0.60$, для всех выборок) в двух колониях (26 : 50 : 23), в первой (23 : 42 : 20) и второй (3 : 8 : 3) колониях, у самок (10 : 24 : 11) и самцов (16 : 26 : 12), в возрасте 1–5 мес. (18 : 31 : 17) и старше 6 мес. (8 : 19 : 6).

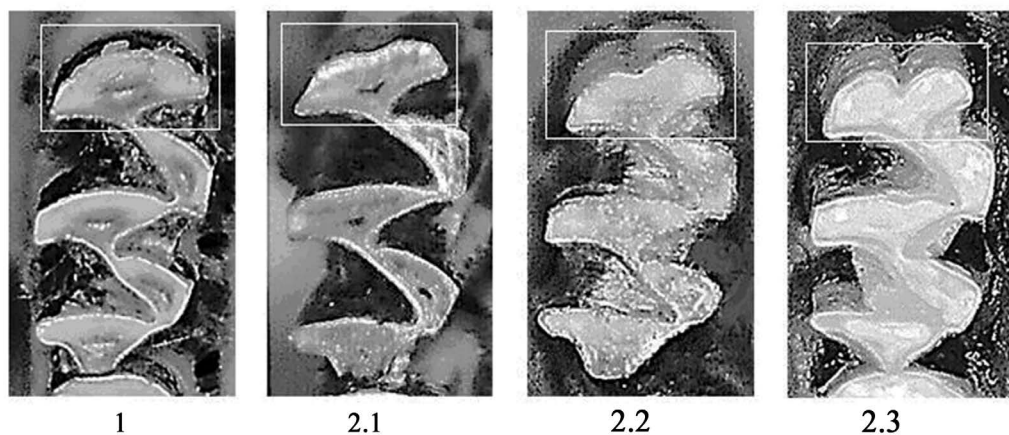


Рис. 1. Морфотипическая изменчивость anterior lobe (выделено прямоугольником) M1 у бурых леммингов. 1 — вариант типичной формы anterior lobe M1; 2.1–2.3 — варианты нетипичной формы anterior lobe M1, отличающиеся степенью выраженности дополнительного входящего угла на передней поверхности передней доли M1: 2.1 — слабо выражен, 2.2 — средняя степень выражения, 2.3 — наибольшая степень выражения.

Таким образом, встречаемость первого верхнего моляра с дополнительным входящим углом на передней доле образует билатеральный морфологический модуль.

Проявление фенотипа АФ

В соответствии с модульным подходом считали, что фенотип АФ проявился у особи независимо от того, присутствуют дополнительные элементы на одном или двух молярах. Частота особей, имеющих фенотип АФ, среди основателей колоний сходная и составляет 27.3% в первой колонии ($n = 11$) и 22.2% во второй ($n = 9$, Fisher exact, $P = 0.60$).

В первой колонии частота особей с фенотипом АФ в 1–3 поколениях составляет 5.5% ($n = 91$), 6.8% ($n = 162$) и 4.6% ($n = 195$) и имеет сходную величину (Fisher exact, $P > 0.25$). В 4–7 поколениях она составляет 11.9% ($n = 143$), 13.6% ($n = 154$), 16.1% ($n = 93$) и 11.8% ($n = 34$) и также имеет сходную величину (Fisher exact, $P > 0.22$). Эта частота в среднем в 4–7 поколениях составляет 13.4% ($n = 424$) и больше, чем в среднем в 1–3 поколениях (5.6%, $n = 448$, $\chi^2 = 16.1$, $df = 1$, $P < 1 \cdot 10^{-4}$). У основателей она больше, чем в среднем в 1–3 поколениях (Fisher exact, $P < 0.03$) и не отличается от ее значения в среднем в 4–7 поколениях (Fisher exact, $P = 0.18$).

Во второй колонии частота особей с фенотипом АФ в 1–4 поколениях составляет 13.5% ($n = 37$), 2.8% ($n = 36$), 10.0% ($n = 30$) и 8.3% ($n = 36$) и имеет сходную величину (Fisher exact, $P > 0.10$). В среднем в 1–3 поколениях эта частота составляет 8.7% ($n = 103$) и не отличается от ее значения в 4 поколениях (Fisher exact, $P = 0.62$). У основателей она не отличается от ее значения в среднем в 1–4 поколениях (Fisher exact, $P = 0.20$).

По средним значениям частоты особей с фенотипом АФ колонии не отличаются. В первой колонии она составляет 9.6% ($n = 883$), а во второй 9.5% ($n = 148$, $\chi^2 < 1$, $df = 1$, $P = 0.95$). Эта частота сходная у самцов (10.5%, $n = 514$) и самок (8.7%, $n = 517$, $\chi^2 = 1.0$, $df = 1$, $P = 0.33$), но увеличивается с возрастом: от 8.1% ($n = 818$) в возрасте 1–5 мес. до 15.5% ($n = 213$) старше 6 мес. ($\chi^2 = 9.6$, $df = 1$, $P = 0.002$). Как у самцов и самок, так и в разных колониях возрастные изменения частоты особей с фенотипом АФ имеют сходную направленность и различия (LLA: $\chi^2 < 2.3$, $df = 1$, $P > 0.13$).

Таким образом, основная составляющая изменчивости проявления фенотипа АФ – это увеличение с возрастом. Кроме того, этот параметр может меняться в поколениях.

Выраженность фенотипа АФ

Колонии не отличаются по степени выраженности дополнительного входящего угла на передней поверхности передней доли М1 ($\chi^2 = 0.02$, $df = 1$,

$P = 0.91$). Доля первой степени выраженности составляет 59% ($n = 50$) и 57% ($n = 8$), второй–третьей – 41% ($n = 35$) и 43% ($n = 6$) в первой и второй колониях. Самцы и самки также не отличаются по этому показателю (1 степень выраженности – 63%, $n = 34$ и 53%, $n = 24$; вторая–третья – 37%, $n = 20$ и 47%, $n = 21$, $\chi^2 = 0.9$, $df = 1$, $P = 0.33$). Зато с возрастом доля 2–3 степени выраженности увеличивается. В возрасте 1–5 мес. первую степень выраженности имеют 73% особей, $n = 48$, а 2–3 степень выраженности – 27%, $n = 18$. В возрасте 6 и более мес.: 30%, $n = 10$ и 70%, $n = 23$, соответственно ($\chi^2 = 16.5$, $df = 1$, $P < 1 \cdot 10^{-4}$). Возрастные увеличения степени выраженности признака представлены только в первой колонии: от 25% ($n = 60$) до 80% ($n = 25$, Fisher exact, $P = 1 \cdot 10^{-4}$) и отсутствуют во второй: 50% ($n = 6$) и 37% ($n = 8$, Fisher exact, $P = 0.53$).

У основателей все особи имеют 2–3 степень выраженности признака. В первой колонии эта степень выраженности в 1 и 2 поколениях составляет 80% ($n = 5$) и 73% ($n = 11$) и не отличается от значения у основателей (100%, $n = 3$, Fisher exact, $P > 0.45$). В 3–7 поколениях доля 2–3 степени выраженности колеблется от 0% ($n = 4$) до 41% ($n = 17$) и ее значения не отличаются между собой (Fisher exact, $P > 0.16$). Среднее значение доли этого признака для выборки, состоящей из основателей и особей 1 и 2 поколений, составляет 79% ($n = 19$) и больше, чем у особей 3–7 поколений 29% ($n = 66$, Fisher exact, $P = 1 \cdot 10^{-4}$).

Во второй колонии доля 2–3 степени выраженности признака колеблется в пределах 1–4 поколений от 0% ($n = 3$) до 33% ($n = 3$), ее значения не отличаются друг от друга (Fisher exact, $P > 0.50$), составляя в среднем 17% ($n = 12$), и на уровне тенденции отличаются от значения у основателей (100%, $n = 2$) (Fisher exact, $P = 0.07$).

Таким образом, степень выраженности фенотипа АФ показывает увеличение с возрастом в одной из колоний и уменьшение в череде поколений.

Взаимосвязь выраженности фенотипа АФ с одно- и двухсторонним его проявлением

На одно- и двухстороннее проявление фенотипа АФ не влияют ни пол, ни возраст особей, ни принадлежность к первой или второй колонии (LLA: $\chi^2 < 0.9$, $df = 1$, $P > 0.37$). Зато выраженность фенотипа АФ показывает высокий уровень положительной взаимосвязи с одно- и двухсторонним его проявлением (доля двух стороннего проявления у особей с 1 степенью выраженности составляет 36%, $n = 58$, а у особей со 2–3 степенью выраженности составляет 71%, $n = 41$, $R_s = 0.34$, $\chi^2 = 11.7$, $df = 1$, $P < 1 \cdot 10^{-3}$). Ни принадлежность к первой или второй колонии, ни пол, ни возраст не влияют на проявление этой взаимосвязи (LLA: $\chi^2 < 1.0$, $df = 1$, $P > 0.32$).

Таким образом, выраженность фенотипа АФ показывает высокий уровень положительной взаимосвязи с одно- и двухсторонним его проявлением. Ни пол, ни возраст, ни принадлежность к одной из колоний не оказывают влияние на уровень этой взаимосвязи.

Так как влияние пола особей на проявление фенотипа АФ отсутствует ($\chi^2 = 1.0$, $df = 1$, $P = 0.33$), дальнейший анализ проводили по обоим полам. Результаты посемейных расщеплений по фенотипу АФ в разных вариантах скрещивания приведены в табл. 1. Характер генетической детерминации фенотипа АФ оказался относительно простым.

Гипотеза генетической детерминации предполагает, что присутствие фенотипа АФ у особей *L. trimacronatus chrysogaster* определяется моногенно. Особи с фенотипом tf являются рецессивными гомозиготами, в некоторых случаях среди них могут присутствовать гетерозиготы. Какой фенотип (tf или АФ) будет выражен у гетерозиготы, может зависеть от влияния генов-модификаторов и (или) других факторов. Доминантные гомозиготы предположительно нежизнеспособны.

Анализ расщеплений. В скрещиваниях родителей с фенотипом АФ оба родителя являются гетерозиготами, так как доминантные гомозиготы предполагаются нежизнеспособными. В семьях № 1–3 (табл. 1) расщепления среди потомков однородны (Fisher exact, $P > 0.35$). В сумме в трех семьях наблюдаемое соотношение фенотипа АФ к фенотипу tf среди потомков составляет 7 : 6 и согласуется с отношением моногенного расщепления со 100% проявлением гетерозигот 2 : 1 (8.67: 4.33, $\chi^2 = 1.0$, $df = 1$, $P > 0.32$) при условии нежизнеспособности доминантных гомозигот.

В семьях № 4–6 расщепления среди потомков также однородны (Fisher exact, $P > 0.55$). В среднем в этих семьях наблюдаемое соотношение фенотипа АФ к фенотипу tf среди потомков составляет 5 : 17 и согласуется с отношением моногенного расщепления с 50% проявлением гетерозигот 1 : 2 (7.33 : 14.67, $\chi^2 = 1.1$, $df = 1$, $P > 0.29$) при условии нежизнеспособности доминантных гомозигот. Очевидно, что на соотношение расщепления среди потомков может оказывать влияние различие в выживаемости разных вариантов зигот. В данном случае и двух других вариантах скрещивания предполагается равновероятное выживание как рецессивных гомозигот, так и гетерозигот.

В этом варианте скрещивания влияние возраста (1–5 мес., 6 и более мес.) на соотношение фенотипа АФ к фенотипу tf среди потомков не выражено (9 : 21 и 3 : 2, Fisher exact, $P > 0.20$). Зато выражены различия между ранними и поздними выводками (2 : 14 и 10 : 9, Fisher exact, $P < 0.02$). Эти различия не выражены в семьях № 1–3 (2 : 3 и 5 : 3, Fisher exact, $P = 0.41$), но выражены в семьях № 4–6 (0 : 11 и 5 : 6, Fisher exact, $P < 0.02$). В ранних выводках

Таблица 1. Расщепление по признаку atypical form anterior lobe первого верхнего моляра в потомстве родителей разных фенотипов

№ семьи	Фенотип родителей	Фенотип потомков		
		typical form	atypical form	всего
1	Atypical form × atypical form	1	3	4
2		2	2	4
3		3	2	5
4		8	3	11
5		4	1	5
6		5	1	6
7	Atypical form × typical form	4	5	9
8		2	1	3
9		4	2	6
10		11	4	15
11		26	9	35
12		3	1	4
13		8	2	10
14		11	2	13
15		13	2	15
16		9	1	10
17	Typical form × typical form	12	1	13
18		1	1	2
19		1	1	2
20		1	1	2
21		2	1	3
22		2	1	3
23		7	2	9
24		8	2	10
25		6	1	7
26		13	2	15
27		7	1	8
28		7	1	8
29		30	4	34
30		19	2	21
31		12	1	13
32		13	1	14
33		15	1	16

произошло неполное проявление фенотипа АФ, а в поздних проявление полное.

В скрещиваниях родителей с фенотипом АФ и фенотипом tf во всех семьях присутствуют потомки с фенотипом tf, что является косвенным подтверждением нежизнеспособности доминантных гомозигот. Предполагаем, что родитель с фенотипом АФ является гетерозиготой, а с фенотипом tf – рецессивной гомозиготой. В семьях № 7–9 расщепления среди потомков однородны (Fisher exact, $P > 0.37$). В каждой семье и в сумме по трем семьям

(8 : 10) наблюдаемое соотношение фенотипа AF к фенотипу tf среди потомков согласуется с отношением моногенного расщепления с 100% проявлением гетерозигот 1 : 1 ($\chi^2 < 0.7$, $df = 1$, $P > 0.41$).

В семьях № 10–13 расщепления среди потомков также однородны (Fisher exact, $P > 0.53$). В каждой семье и в сумме по четырем семьям (16 : 48) наблюдаемое соотношение фенотипа AF к фенотипу tf среди потомков согласуется с отношением моногенного расщепления с 50% проявлением гетерозигот 1 : 3 ($\chi^2 < 0.13$, $df = 1$, $P > 0.71$).

В семьях № 14–17 расщепления среди потомков однородны (Fisher exact, $P > 0.53$). В каждой семье и в сумме по четырем семьям (6 : 45) наблюдаемое соотношение фенотипа AF к фенотипу tf среди потомков согласуется с отношением моногенного расщепления с 25% проявлением гетерозигот 1 : 7 ($\chi^2 < 0.27$, $df = 1$, $P > 0.60$).

В этом варианте скрещивания влияние возраста на соотношение фенотипа AF к фенотипу tf среди потомков выражено на уровне тенденции (16 : 72 и 14 : 31, Fisher exact, $P > 0.07$), различия между ранними и поздними выводками не выражены (16 : 54 и 14 : 49, Fisher exact, $P < 0.57$). Неполное проявление фенотипа AF в этом варианте скрещивания может быть связано с влиянием генов-модификаторов.

В скрещиваниях родителей с фенотипами tf и tf во всех семьях присутствуют потомки с фенотипом AF. Следовательно, один из родителей может быть непроявившейся гетерозиготой, а другой рецессивной гомозиготой. В семьях № 18–23 расщепления среди потомков однородны (Fisher exact, $P > 0.49$). В этих семьях наблюдаемое соотношение фенотипа AF к фенотипу tf среди потомков в сумме составляет 7 : 14 и согласуется с отношением моногенного расщепления со 100% проявлением гетерозигот 1 : 1 ($\chi^2 < 2.3$, $df = 1$, $P > 0.12$) при условии, что один из родителей является непроявившейся гетерозиготой, а другой — рецессивной гомозиготой.

В семьях № 24–33 расщепления среди потомков однородны (Fisher exact, $P > 0.32$), а наблюдаемое соотношение фенотипа AF к фенотипу tf среди потомков в сумме составляет 16 : 130 и согласуется с отношением моногенного расщепления с 25% проявлением гетерозигот (1 : 7, 18.25 : 127.75, $\chi^2 < 0.31$, $df = 1$, $P > 0.57$) при условии, что один из родителей является непроявившейся гетерозиготой, а другой рецессивной гомозиготой. Различия между ранними и поздними выводками не выражены по соотношению фенотипа AF к фенотипу tf (14 : 77 и 9 : 67, Fisher exact, $P > 0.33$). Возраст не влияет на это соотношение (15 : 112 и 8 : 32, Fisher exact, $P > 0.14$). Неполное проявление фенотипа AF может быть связано с влиянием генов-модификаторов. В этом варианте скрещивания потомки с фенотипом AF — гетерозиготы, которые могут показывать как полное

проявление (семьи № 18–23), так и неполное (25%) проявление (семьи № 24–33).

При объединении данных по второму и третьему вариантам скрещивания возрастные различия по частоте фенотипа AF становятся статистически значимыми (Fisher exact, $P < 0.02$) и меняются с возрастом от 17% ($n = 215$) до 38% ($n = 85$). В пределах возрастных групп выборки этих вариантам скрещивания однородны (Fisher exact, $P > 0.13$).

Таким образом, проявление гетерозигот может увеличиваться от ранних выводков к более поздним — от неполного к полному. Неполное проявление фенотипа AF может быть связано с влиянием генов-модификаторов. Увеличение частоты фенотипа AF с возрастом обнаруживается на объединенных данных. Особи с фенотипом tf в подавляющем большинстве — это рецессивные гомозиготы. Однако среди них могут встречаться гетерозиготы с не проявлением фенотипа AF.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее при изучении изменчивости дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров у *Lasiodontomys gregalis* Pallas, 1779 было выявлено, что изменчивость этих признаков образует морфологический модуль, обозначенный как нетипичная форма — AF (Чепраков, 2023). Установлено, что у *L. gregalis* основная составляющая таких форм модульной изменчивости, как проявления фенотипа AF, степени выраженности фенотипа AF, — это увеличение с возрастом. Также обнаружена положительная взаимосвязь степени выраженности фенотипа AF с таким показателем, как число моляров у особи, имеющих дополнительные элементы. Хотя у *L. trimucronatus chrysogaster* морфологический модуль сформирован на основе других признаков и является более простым, зато основная составляющая модульной изменчивости аналогичная — увеличение с возрастом и также присутствует положительная связь между степенью выраженности фенотипа AF с одно- и двухсторонним его проявлением. Видимо, эти зависимости отражают свойства, по крайней мере, зубных морфологических модулей.

Ранее автором была исследована изменчивость и наследование нетипичной формы (atypical form) передней доли (anterior lobe) M1 у копытных леммингов рода *Dicrostonyx* (Чепраков, 2022). Была протестирована гипотеза, согласно которой особи, имеющие нетипичную форму anterior lobe и фенотип af, являются рецессивными гомозиготами. А особи с типичной формой anterior lobe M1 — это гетерозиготы или доминантные гомозиготы с фенотипом TF. Новая гипотеза, предлагаемая в настоящей работе, является более предпочтительной. Она предполагает, что особи, имеющие типичную

форму anterior lobe (фенотип tf), являются рецессивными гомозиготами или гетерозиготами, у которых фенотип AF не проявился. А особи с нетипичной формой anterior lobe — гетерозиготы, у которых произошло проявление фенотипа AF. Эта новая гипотеза, в отличие от предыдущей, без каких-либо дополнительных предположений полностью объясняет расщепление в различных вариантах скрещивания у леммингов рода *Dicrostonyx* ($\chi^2 < 0.27$, $df = 1$, $P > 0.60$). Как у леммингов рода *Lemmus*, так и у леммингов рода *Dicrostonyx* обнаружено увеличение соотношения фенотипа AF к фенотипу tf при переходе от ранних к более поздним выводкам.

Особь, имеющие дополнительный входящий угол на передней доле M1, встречаются у других представителей подсемейства Arvicolinae. Дополнительный входящий угол на передней доле M1 (стр. 26) встречается у *Microtus pennsylvanicus* Ord, 1815 — вида, имеющего самый большой ареал среди всех американских представителей рода (Miller, 1896). У других представителей этого рода, таких как *M. agrestis* L., 1761, *M. arvalis* Pallas, 1779, *M. obscurus* Eversmann, 1841, также были обнаружены первые верхние моляры, имеющие дополнительный входящий угол на передней доле (Jentzsch, 2006; Kapischke, 2014; Markova *et al.*, 2020). Во всех этих наблюдениях нетипичная форма M1 была обнаружена в единичных случаях, и установить характер ее наследования не представлялось возможным.

Структура, подобная фенотипу AF на передней доле M1, отмечена на рисунке, представляющем общий план жевательной поверхности идеализированных первых верхних и нижних моляров семейства Cricetidae (Reig, 1977, рис. 3). Такую же структуру можно наблюдать на рисунке, представляющем типичные моляры рода *Megacricetadon* (Fejfar *et al.*, 2011, рис. 1). Похожие структуры на M1 встречаются у представителей Sigmodontinae (Rodentia: Cricetidae) (Barbiere *et al.*, 2019, рис. 6–7, 9).

Доминантные гены с варьирующим проявлением и выражением имеют важное эволюционное значение (Гершензон, 1974). Именно такие гены лежат в основе проявления фенотипа AF у леммингов рода *Lemmus* и *Dicrostonyx*.

Известно, что вопрос о фенотипической конвергенции сигнальных путей имеет большое значение как для биологии развития, так и для эволюционной биологии. Внеклеточный путь сигнально-регулируемой киназы / митоген-активируемой протеинкиназы (ERK-MAPK) играет центральную роль в развитии зубов (Marangoni *et al.*, 2015).

При исследовании разнообразия зубных фенотипов у мышей *Spry2*^{-/-}, *Spry4*^{-/-} и *Rsk2*^{-/Y} было установлено, что каждый из генов, которые вовлечены на различных уровнях в каскад, играет определенную роль в изменении количества зубов и формировании структуры коронки. Так, мутации

в генах *Sprouty* и *Rsk2* приводят к появлению большего количества зубов и бугорков, которые были утрачены у мышей 45 млн лет назад (Marangoni *et al.*, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Встречаемость первого верхнего моляра с дополнительным входящим углом на передней доле у особей *L. trimucronatus chrysogaster* образует билатеральный морфологический модуль. Распределение особей, имеющих добавочные элементы на передней доле M1 на левой, на левой и правой и на правой сторонах челюсти, является симметричным и соответствуют отношению 1 : 2 : 1.

Основная составляющая изменчивости проявления фенотипа AF — это увеличение с возрастом. Как у самцов и самок, так и в разных колониях возрастные изменения частоты особей с фенотипом AF имеют сходную направленность и различия. Кроме того, этот параметр может меняться в поколениях. В первой колонии от высокого значения у основателей он уменьшается в 1–3 поколениях и увеличивается до средней величины в 4–7 поколениях. Во второй колонии наблюдается его некоторое уменьшение от значения у основателей к величине в 1–4 поколениях. По средним значениям частоты особей фенотипом AF ни самцы и самки, ни колонии не различаются.

Степень выраженности фенотипа AF также показывает увеличение с возрастом, но только в первой колоний. Этот показатель уменьшается в черед поколений. В первой колонии доля особей со 2–3 степенью выраженности фенотипа AF среди основателей и особей 1 и 2 поколений больше, чем у особей 3–7 поколений. У основателей второй колонии она больше, чем у особей 1–4 поколений на уровне тенденции.

На одно- и двухстороннее проявление фенотипа AF не влияют ни пол, ни возраст особей, ни принадлежность к первой или второй колонии. Зато выраженность фенотипа AF показывает высокий уровень положительной взаимосвязи с одно- и двухсторонним его проявлением. Ни пол, ни возраст, ни принадлежность к первой или второй колонии не влияют на проявление этой взаимосвязи.

Расщепление в потомстве на AF и tf особей у *L. trimucronatus chrysogaster* в различных вариантах скрещивания не противоречит гипотезе моногенного наследования этих вариаций. Особи с фенотипом tf являются рецессивными гомозиготами. В некоторых случаях среди них могут присутствовать непроявившиеся гетерозиготы. Какой фенотип (tf или AF) реализует гетерозигота, может зависеть от номера выводка и (или) от влияния генов-модификаторов. Доминантные гомозиготы считаются нежизнеспособными.

Увеличение с возрастом таких форм модульной изменчивости, как проявление фенотипа АF, степени его выраженности, а также положительная связь между степенью его выраженности с числом моляров у особи с проявлением фенотипа АF, возможно, являются общими свойствами, по крайней мере, зубных морфологических модулей.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор благодарит анонимных рецензентов за важные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000094-3.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование проведено в соответствии с руководящими принципами Хельсинкской декларации и одобрено на заседании комиссии по биоэтике Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (разрешение № 15, 11.10.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что не имеет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А. К. Мелкие млекопитающие плиоцен–плейстоцена Русской равнины. М.: Наука, 2009. 676 с.
- Бородин А. В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен–современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 100 с.
- Гершензон С. М. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 5. С. 678–684.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука, 1977. 502 с.
- Чепраков М. И. Фенотипическая изменчивость и наследование нетипичной формы anterior lobe M1 копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia, Arvicolinae). Изв. РАН. Сер. биол. 2022. № 5. С. 482–488.
DOI: 10.31857/S1026347022050055.
- Чепраков М. И. Дополнительные элементы в задней части первого и второго верхних моляров у *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Rodentia; Cricetidae) Изв. РАН. Сер. биол. 2023. № 6. С. 640–649.
DOI: 10.31857/S1026347022600996
- Abramson N., Dokuchaev N., Petrova T. Long-standing taxonomic and nomenclature issue of *Lemmus obensis chrysogaster* Allen, 1903 (Rodentia, Cricetidae) resolved. Mammalia. 2018. V. 82. P. 167–172.
<https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0081>
- Abramson N. I., Petrova T. V. Genetic analysis of type material of the Amur lemming resolves nomenclature issues and creates challenges for the taxonomy of true lemmings (*Lemmus*, Rodentia: Cricetidae) in the eastern Palearctic. Zool. J. Linn. Soc. 2018. V. 82. № 2. P. 465–477.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx044>
- Abramson N., Petrova T., Dokuchaev N. Analysis of “historical” DNA of museum samples resolve taxonomic, nomenclature and biogeography issues: Case study of true lemmings. Bio. Comm. 2022. V. 67. № 4. P. 340–348.
<https://doi.org/10.21638/spbu03.2022.408>
- Barbiere F., Rone, C., Ortiz P. E., Martin R. A., Pardiña U. F. A new nomenclatural system for the study of sigmodontine rodent molars: first step towards an integrative phylogeny of fossil and living cricetids. Biol. J. Linn. Soc. 2019. V. 127. P. 224–244.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz021>
- Fedorov V., Goropashnaya A., Jarrell G. H., Fredga K. Phylogeographic structure and mitochondrial DNA variation in true lemmings (*Lemmus*) from the Eurasian Arctic. Biol. J. Linn. Soc. 1999. V. 66. P. 357–371.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01896.x>
- Fedorov V. B., Goropashnaya A. V., Jaarola M., Cook J. A. Phylogeography of lemmings (*Lemmus*): No evidence for postglacial colonization of Arctic from the Beringian refugium. Molec. Ecol. 2003. V. 12. P. 725–731.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01776.x>
- Fejfar O., Heinrich W. D., Kordos L., Maul L. C. Microtoid cricetids and the early history of arvicolids (Mammalia, Rodentia). *Palaeontologia electronica*. 2011. V. 14. № 3. P. 1–38.
- Jentzsch M. Zur Variabilität der Molarenmuster einer Population von Erdmäusen *Microtus agrestis* (L., 1761) aus dem Norden Sachsen-Anhalts (Mammalia: Rodentia: Arvicolidae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 2006. V. 55. P. 191–198.
- Hulsey C. D., Cohen K. E., Johanson Z. et al. Grand challenges in comparative tooth biology // Integrative and comparative biology. 2020. V. 60. № 3. P. 563–580.
<https://doi.org/10.1093/icb/icaa038>
- Esteve-Altava B. In search of morphological modules: A systematic review // Biol. Rev. 2017a. V. 92. № 3. P. 1332–1347.
<https://doi.org/10.1111/brv.12284>
- Esteve-Altava B. Challenges in identifying and interpreting organizational modules in morphology // J. Morphol. 2017b. V. 278. № 7. P. 960–974.
<https://doi.org/10.1002/jmor.20690>

- Kapischke H. Zur Variabilität der Zähne von Feldmäusen *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) aus Sachsen (Übersicht zu einer Sammlung im Rahmen des Projektes: Atlas der Säugetiere Sachsens). Veröff. Mus. Westlausitz Kamenitz, 2014. V. 32. P. 85–110.
- Klingenberg C.P. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: Concepts and analysis // Phil. Trans. R. Soc. B. 2014. V. 369. № 1649. P. 20130249.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0249>
- Kryštufek B., Shenbrot G. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Maribor: Sloven. Research Agency. 2022. 449 p.
- Marangoni P., Charles C., Tafforeau P. et al. Phenotypic and evolutionary implications of modulating the ERK-MAPK cascade using the dentition as a model // Sci. report. 2015. V. 5. № 1. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1038/srep11658>
- Markova E., Smirnov N. Phenotypic diversity arising from a limited number of founders: A study of dental variation in laboratory colonies of collared lemmings, *Dicrostonyx* (Rodentia: Arvicolinae) // Biol. J. Linn. Soc. 2018. V. 125. P. 777–793.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly172>
- Markova E., Borodin A., Rakitin S. et al. The effects of population bottlenecks on dental phenotype in extant arvicoline rodents: Implications for studies of the quaternary fossil record // Quat. Sci. Rev. 2020. V. 228. P. 106045.
DOI: 10.1016/j.quascirev.2019.106045.
- Miller G.S. The genera and subgenera of voles and lemmings // North Amer. Fauna. 1896. № 12. p. 1–84.
- Reig O.A. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia) // J. Zool. 1977. V. 181. № 2. P. 227–241.
- Spitsyn V.M., Bolotov I.N., Kondakov A.V. et al. A new Norwegian Lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia. Ecol. Mont. 2021. V. 40. P. 93–117.
<https://dx.doi.org/10.37828/em.2021.40.8>

Variation and Inheritance of an Atypical form of the Anterior Lobe of the M1 of *Lemmus trimucronatus chrysogaster* (Rodentia, Arvicolinae)

M. I. Cheprakov[#]

*Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, 620144 Russia*

[#]*e-mail: Cheprakov@ipae.uran.ru*

Using material from laboratory colonies, it was established that the variability of deviations from the typical shape (tf) of the anterior lobe M1 in lemmings of the genus *Lemmus* forms a bilateral morphological module, designated as atypical shape (AF). Three morphotypes of AF have been identified, differing in degree of complexity. The main component of modular variability is an increase in the frequency of individuals with the AF phenotype and the degree of expressiveness of this phenotype with age. Segregation in the offspring into AF and tf individuals in various crossing options does not contradict the hypothesis of monogenic inheritance of these variations. Individuals with the tf phenotype are recessive homozygotes. Sometimes among them there may be undetected heterozygotes. Which phenotype (tf or AF) a heterozygote exhibits may depend on the litter number and (or) on the influence of modifier genes. Dominant homozygotes are considered nonviable.

Keywords: lemmings, *Lemmus*, atypical form of the anterior lobe M1, variability, inheritance