

УДК 574.3:575.2:576.3:599.32

## МОРФОРАЗНООБРАЗИЕ МОНО- И ПОЛИМОРФНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ: РЕАЛИЗУЕТСЯ ЛИ “ПРИНЦИП КОМПЕНСАЦИИ” Ю.И. ЧЕРНОВА ВНУТРИ ПОПУЛЯЦИИ?

© 2016 г. А. Г. Васильев, академик РАН В. Н. Большаков, Н. Г. Евдокимов, Н. В. Синева

Поступило 29.09.2015 г.

Методами геометрической морфометрии установлена реализация экологического принципа компенсации Ю.И. Чернова, характеризующего компенсаторный рост разнообразия в обедненных по составу сообществах на внутривидовом уровне на примере мономорфных и полиморфных по окраске меха популяций модельного вида грызунов — обыкновенной слепушонки. В мономорфных популяциях разнообразие формы нижней челюсти достоверно выше, чем в полиморфных, где разделение кормодобывающих функций у зверьков разных морф приводит к общему снижению морфоразнообразия.

DOI: 10.7868/S0869565216130284

Академиком Ю.И. Черновым в отношении сообществ, популяций и входящих в них видов был сформулирован “принцип компенсации” [1], согласно которому при уменьшении в сообществах числа видов с юга на север или с поднятием в горы происходит компенсаторное возрастание численности оставшихся видов и их изменчивости. С учетом ожидаемых негативных климатических тенденций [2, 3] изучение эффектов быстрых перестроек сообществ и популяций, связанных с “принципом компенсации”, становится крайне актуальным и из сферы академических интересов переходит в прикладную область.

Цель настоящего исследования — проверка гипотезы о том, что “принцип компенсации” Ю.И. Чернова может проявиться не только на уровне сообществ и разных популяций, но и внутри популяции. Основной задачей в этой связи было изучение морфологической изменчивости и разнообразия моно- и полиморфных популяций модельного вида грызунов — обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) на Южном Урале.

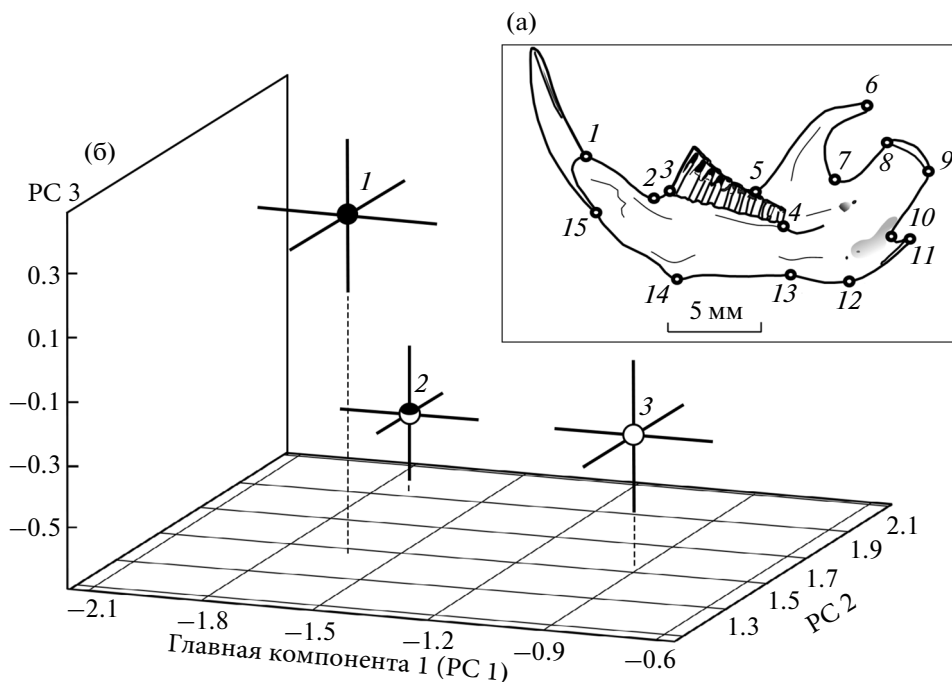
В исследовании использовали четыре модельные популяции слепушонки, различающиеся по наличию полиморфизма окраски шкурки. Северная кунашакская (п. Кунашак Челябинской обл. — 19 экз.) и самая южная наурзумская (Наурзум-

ский заповедник, Казахстан — 36 экз.) популяции являются мономорфными по окраске, причем северные зверьки представлены исключительно меланистами, а южные — животными бурой окраски. Географически промежуточные популяции баймакская (п. Баймак, Республика Башкортостан — 51 экз.) и троицкая (г. Троицк Челябинская обл. — 51 экз.) проявляют полиморфизм окраски шкурки в виде трех дискретных морф: черная, бурая и чепрачная (широкая черная полоса на спине и бурое брюхо). Все выборки представлены взрослыми особями.

В качестве объекта исследования мы выбрали нижнюю челюсть, поскольку слепушонка активно использует нижние резцы при рытье подземных ходов и кормодобывании. Ветвь нижней челюсти является относительно плоской структурой, что позволяет изучать ее изменчивость методами геометрической морфометрии (ГМ). Методы ГМ все шире применяются в морфологических исследованиях и дают возможность реально изучить изменчивость размеров и формы объектов [4–6].

На изображениях лингвальной стороны правой нижней челюсти с помощью программ tpsUtil [7] и tpsDig2 [8] разместили 15 меток-маркёров, характеризующих изменчивость ее формы (рис. 1а). В работе применили обобщённый Прокрустов анализ на основе метода наименьших квадратов [4]. Прокрустовы координаты объектов использовали для межгрупповых сравнений методами главных компонент и канонического анализа.

Для оценки внутривидового морфологического разнообразия применили анализ пат-



**Рис. 1.** Размещение (а) меток-маркёров (1–15) на лингвальной стороне нижнечелюстной ветви обыкновенной слепушонки и центроидов (б) выборок трех морф по окраске шкурок (1 – черные, 2 – чепрачные, 3 – бурые) в морфопространстве трех главных компонент (PC1–PC3), характеризующих изменчивость формы нижней челюсти (с учётом центроидов выборок и их стандартных ошибок SE).

терна ближайших соседних точек в пределах полигона изменчивости [9]. Отношение ( $R$ ) средней дистанции между ближайшими соседними ординатами ( $MNND$ ) к величине средней дистанции ( $\mu$ ), полученной для полигона изменчивости на основе распределения Пуассона, характеризует модель рассеивания ординат. При  $R < 1$  наблюдается кластеризация ординат, при  $R = 1$  случайное пуассоновское рассеивание, а при  $R > 1$  проявляется эффект сверхрассеивания. В последнем случае увеличение значения  $MNND$  можно интерпретировать как возрастание веера траекторий морфогенеза, т.е. внутригруппового морфознообразия [9]. Все расчеты проводили с помощью программ TPS [7, 8] и PAST [10].

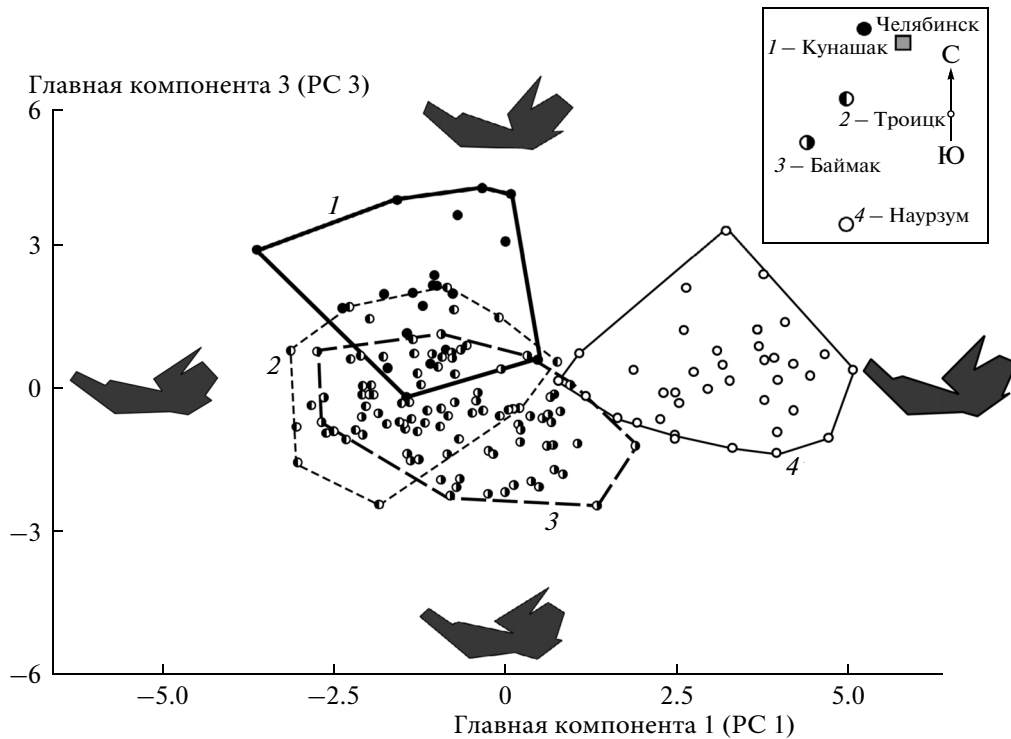
Предварительный анализ не выявил половых различий, что позволило объединить в выборках данные по самцам и самкам.

В полиморфной по окраске троицкой популяции для трех ее морф (черной, бурой и чепрачной) на основе Прокрустовых координат провели ординацию формы нижней челюсти методом главных компонент (рис. 1б). Из рисунка видно, что центроиды всех морф удалены друг от друга в морфопространстве первых трех главных компонент. Внутрипопуляционная дифференциация морф по форме нижней челюсти прямо указывает как на их морфогенетические особенности, так и на морфофункциональные различия, связанные с

неодинаковой функцией мандибул зверьков разных морф при рытье и обработке кормовых объектов.

Результаты канонического анализа Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти четырех географически удаленных популяций слепушонки, представлены на рис. 2. Межгрупповые различия вдоль всех канонических осей статистически значимы. Анализировали изменчивость вдоль первой и третьей канонических переменных (CV1 – 54.4% и CV3 – 14.1% дисперсии), значимо связанных с наличием в популяциях полиморфизма ( $r = -0.60, p < 0.0001$  и  $r = -0.48, p < 0.0001$  соответственно). Поскольку изменчивость вдоль второй канонической оси (CV2 – 31.5% дисперсии) не связана с наличием полиморфизма в популяции ( $r = 0.12, p = 0.132$ ), мы исключили ее из рассмотрения. На рисунке видно, что полигоны изменчивости обеих мономорфных популяций не перекрываются, тогда как у полиморфных популяций они накладываются друг на друга, но почти не совмещаются с полигонами мономорфных группировок. Таким образом, форма нижней челюсти у зверьков мономорфных по окраске популяций (бурых и черных) достоверно различается, а у обеих полиморфных оказывается сходной.

Теневые конфигурации нижней челюсти на данном рисунке соответствуют крайним значени-



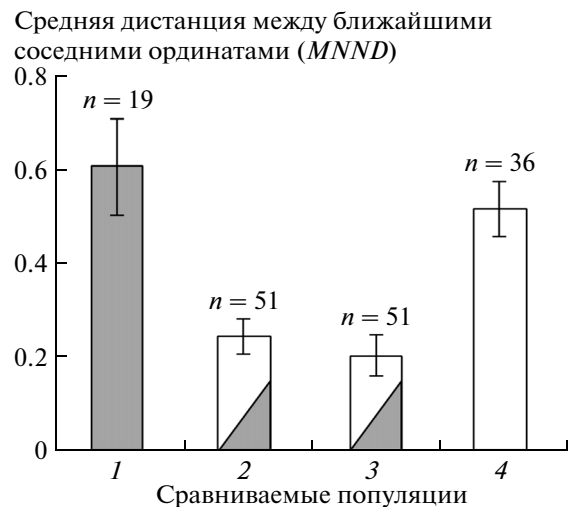
**Рис. 2.** Результаты канонического анализа Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти четырех географически удаленных популяций обыкновенной слепушонки: 1 – кунашакской, 2 – троицкой, 3 – баймакской, 4 – наурзумской (справа вверху представлена схема географических точек сбора материала на Южном Урале). Теневые конфигурации нижней челюсти отражают наибольшие изменения ее формы вдоль осей.

ям ординат вдоль канонических переменных и позволяют интерпретировать общие направления изменения формы мандибул сравниваемых популяций. Типичная для мономорфных бурых зверьков конфигурация нижней челюсти отличается более массивным массетерным отделом и смещенным кверху сочленовным отростком, что указывает на ее высокий потенциал в осуществлении усилий, связанных с дроблением пищевых объектов [11]. Конфигурация мандибул мономорфных чёрных слепушонок имеет относительно суженное тело, смещение венечного отростка кпереди и вентральное отклонение сочленовного отростка, что свидетельствует о возможности приложения усилий в горизонтальном направлении при перетирании пищи [11]. Полиморфные популяции имеют такие конфигурации, которые не позволяют потенциально достигать тех же усилий в вертикальном или горизонтальном направлениях, как у мономорфных.

Оценка внутривидового разнообразия формы нижней челюсти показала, что средние расстояния между ближайшими соседними ординатами (*MNND*) достоверно выше в мономорфных популяциях (рис. 3). В этих популяциях отношение *R* значительно больше 1, т.е. проявляется сверхрассеивание ординат, а у двух полиморфных

популяций *R* близко к 1, т.е. выражен случайный пуассоновский тип рассеивания.

Таким образом, в полиморфных популяциях, в отличие от мономорфных наблюдается снижение



**Рис. 3.** Сравнение средних дистанций (*MNND* ± SE) между ближайшими соседними ординатами канонических осей CV1 и CV3 внутри полигонов изменчивости мономорфных популяций: 1 – кунашакской (меланисты) и 4 – наурзумской (бурые) и полиморфных: 2 – троицкой и 3 – баймакской.

морфознообразия нижней челюсти, и формируются такие ее конфигурации, при которых относительно снижен потенциал усилий, направленных на дробление и перетирание кормовых объектов. Различия в форме нижней челюсти зверьков разных морф отчетливо проявляются как при сравнении разных популяций, так и при сравнении зверьков разных морф внутри одной полиморфной популяции. Между окрасочными морфами при этом наблюдается подобие “разделения труда” внутри популяции, что обеспечивает снижение общей вариации формы. Возрастные различия формы мандибул (*MNND*) в мономорфных популяциях и резкое снижение этого показателя у полиморфных популяций хорошо согласуются с “принципом компенсации” Ю.И. Чернова не только при сопоставлении разных популяций, но и внутри популяции.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 16–04–01831а) и Программы УрО РАН “Живая природа” (проект 15–12–4–25).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чернов Ю.И. // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
2. Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S., et al. // Trends Ecol. and Evolut. 2010. V. 25. № 12. P. 692–698.
3. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H.Ch.J., et al. // J. Ecol. 2013. V. 101. P. 58–67.
4. Rohlf F.J., Slice D. // Syst. Zool. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
5. 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.
6. Klingenberg C.P. // Hystrix. Italian J. Mammal. 2013. V. 24. № 1. P. 43–58.
7. Rohlf F.J. tpsUtil. Vers. 1.60. Department of Ecol. & Evolution. N.Y.: State Univ. New York, Stony Brook, 2013. program.
8. Rohlf F. J. tpsDig2. Vers. 2.17. Department of Ecol. & Evolution, State University of New York, Stony Brook, 2013 (program).
9. Hammer Ø. // Comput. & Geosci. 2009. V. 35. P. 659–666.
10. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. // Palaeontol. Electronica. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
11. Anderson Ph.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. // BMC Evolut. Biol. 2014. V. 14. P. 85–93.