

УДК 591.471.435:599.323.43

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ПОЛУВИДОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ *Microtus arvalis* (RODENTIA, ARVICOLIDAE) В ЗОНЕ ГИБРИДИЗАЦИИ

Т. А. Миронова^{1,*}, В. Б. Сычева¹, А. А. Мартынов¹, А. Р. Громов¹, Д. С. Костин¹,
В. А. Комарова¹, Д. М. Кривоногов², Л. А. Лавренченко¹

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 26.06.2019 г.

Поступило 02.07.2019 г.

Впервые проведён анализ формы нижней челюсти полуvidов обыкновенной полевки из гибридной зоны с помощью методов геометрической морфометрии. Обнаружена высокая морфологическая изменчивость гибридных особей, которые оказались ближе к родительской форме *Microtus obscurus*, чем к *M. arvalis*. Выявлены основные тенденции изменения формы нижней челюсти, которые проявляются преимущественно в горизонтальной плоскости.

Ключевые слова: обыкновенные полевки, полуvidы, нижняя челюсть, геометрическая морфометрия.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524885576-580>

Применение методов хромосомного анализа в систематике обыкновенных полевок группы *Microtus arvalis sensu lato* привело к выделению двух симпатрических видов-двойников — восточноевропейской *M. rossiaemeridionalis* ($2N=54$) и обыкновенной *M. arvalis* ($2N=46$) полевок [1]. Далее было установлено, что последний вид включает две кариоформы: *arvalis* ($2N=46$; $NF=84$) и *obscurus* ($2N=46$; $NF=72$), которые различаются как соотношением мелких акроцентрических и метацентрических аутосом, так и морфологией Y-хромосомы [2]. Использование методов молекулярной генетики позволило показать, что эти две формы обладают дивергировавшими митохондриальными геномами [3, 4]; также были выявлены формоспецифичные нуклеотидные различия между *arvalis* и *obscurus* по ядерному гену *p53* [5, 6]. Учитывая уровень генетической дифференциации между формами *arvalis* и *obscurus*, а также устойчивость различий на всем пространстве их ареалов, было предложено считать эти две формы полуvidами и номенклатурно обозначать их в качестве самостоятельных видов: *M. arvalis* и *M. obscurus* [7]. Дальнейшие исследования показали, что между этими двумя полуvidами существует узкая протяженная гибридная зона [6, 7].

Серые полевки — эволюционно молодая группа, для которой характерно несовпадение темпов гене-

тической и морфологической эволюции. В связи с этим явлением значительный интерес представляют близкие виды и полуvidы обыкновенных полевок, морфологические исследования которых проводились с применением разнообразных методов, как традиционных морфометрических [8–10], так и сравнительно новых, с помощью геометрической морфометрии [11]. Классическая морфометрия сильно связана с размерной компонентой и содержит мало информации об изменчивости формы объектов, тогда как геометрическая морфометрия позволяет обнаружить различия между объектами по их форме, исключая влияние абсолютных размеров.

Планируется изучение изменчивости формы черепа и нижней челюсти полуvidов обыкновенных полевок и сопоставление полученных результатов с известными данными об их морфологических особенностях. Для начального этапа исследования была выбрана левая ветвь нижней челюсти. Высокая сохранность как рецентных, так и ископаемых образцов, а также плоская “двумерная” структура, делает нижнюю челюсть удобным объектом для оценки эффективности методов геометрической морфометрии в диагностике обыкновенных полевок *M. arvalis* и *M. obscurus*, а также гибридов между ними из зоны их гибридации.

Исследуемый участок гибридной зоны обыкновенных полевок располагается в центральной части Восточно-Европейской равнины, на границе Владимирской и Нижегородской областей, недалеко от города Муром. Отлов зверей проводился в летне-осенний период 2015–2016 гг. вдоль проходящей через гибрид-

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии наук, Москва

² Арзамасский филиал Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского

*E-mail: talmir84@mail.ru

Таблица 1. Места отлова и результаты генотипирования обыкновенных полевков по генам цитохрома *b* (*Cytb*) и *p53* на трансекте через гибридную зону

№	км	Место отлова	Координаты		Кол-во особей	Частота гена				
			с.ш.	в.д.		<i>Cyt b</i>		<i>p53</i>		
						A	O	A	O	A/O
1	0	Бараки	56°02'08"	40°33'33"	19	1	0	1	0	0
2	2	Захарово	56°00'32"	40°34'05"	3	1	0	1	0	0
3	19	Судогда	55°57'34"	40°49'58"	3	1	0	1	0	0
4	23	Муромцево—Горки	55°56'25"	40°53'30"	41	1	0	1	0	0
5	30	Колесня	55°55'38"	41°00'56"	15	1	0	1	0	0
6	38	Тюрмеровка	55°54'27"	41°07'23"	13	1	0	1	0	0
7	40	Гладышево	55°49'36"	41°06'09"	6	1	0	1	0	0
8	41	Новая	55°52'46"	41°09'48"	8	1	0	1	0	0
9	52	Колычево	55°46'54"	41°16'46"	10	1	0	1	0	0
10	79	Савино	55°43'33"	41°42'35"	7	0,43	0,57	0	0	1
11	82	Булатниково	55°41'50"	41°44'13"	5	0,4	0,6	0	0	1
12	86	Точка 2	55°40'34"	41°47'37"	24	0,42	0,58	0	0	1
13	101	Ковардицы	55°37'23"	41°59'51"	3	0,33	0,77	0	0	1
14	117	Б. Окулово	55°33'49"	42°14'02"	3	0	1	0	1	0
15	142	Молочная Ферма	55°27'28"	42°34'48"	22	0	1	0	1	0
16	173	Гремячево	55°23'21"	43°04'17"	9	0	1	0	1	0

Условные обозначения: А – *M. arvalis*, О – *M. obscurus*, А/О – гетерозиготы по ядерному гену *p53*

ную зону трансекты общей протяжённостью 173 км. На основании результатов молекулярно-генетического анализа вся трансекта была условно разделена на три участка: “чистые” *M. arvalis*, гибридная зона и “чистые” *M. obscurus*, в соответствии с которыми и происходило дальнейшее формирование выборок (табл. 1). Для каждого из трёх участков были отобраны образцы неповреждённых нижних челюстей в общей сложности от 191 полевки. Все зверьки были предварительно кариотипированы (стандартный метод воздушно-высушенных препаратов) и генотипированы по формоспецифичным молекулярным маркерам митохондриального гена цитохрома *b* (*cyt b*) и ядерного гена *p53* [4–6]. Ген *p53* является диагностическим и используется для определения видовой принадлежности обыкновенных полевков. В качестве гибридных особей мы рассматривали гетерозигот по этому гену, поскольку они наиболее близки по своему генотипу к гибридам F1. Среди исследованных особей “чистыми” *M. arvalis* были 118 зверьков, “чистыми” *M. obscurus* – 34 и 39 особей имели гибридное происхождение.

В связи с особенностями роста зубной системы у серых полевков возраст определяли по комплексу косвенных признаков: размер и масса тела, форма черепа и развитие гребней, а также степень прорезывания зубов [12]. Всё это позволило исключить из дальнейшего анализа старых и слишком молодых

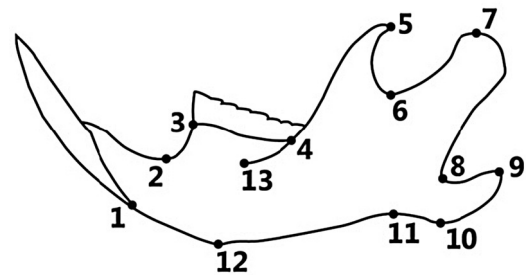


Рис. 1. Положение меток на нижней челюсти обыкновенной полевки. 1 – основание резца, 2 – нижняя точка диастемы, 3 – основание первого нижнего коренного, 4 – точка пересечения переднего края восходящей ветви венечного отростка с альвеолярной линией, 5 – вершина венечного отростка, 6 – верхняя задняя вырезка, 7 – вершина сочленовного отростка, 8 – нижняя задняя вырезка, 9 – вершина углового отростка, 10 – нижняя точка углового отростка, 11 – нижняя вырезка, 12 – самая нижняя точка седла нижней челюсти, 13 – передняя точка массетерного бугра.

особей. Поскольку предварительный анализ самцов и самок не выявил каких-либо статистически значимых ($p > 0,05$) различий, в окончательный анализ включали зверьков летне-осенней генерации обоих полов.

Для описания формы нижней челюсти были использованы 13 стандартных меток (рис. 1) [13, 14]. Нижние челюсти оцифровывались с разрешением в 2400 dpi. Расстановку меток и последующую обра-

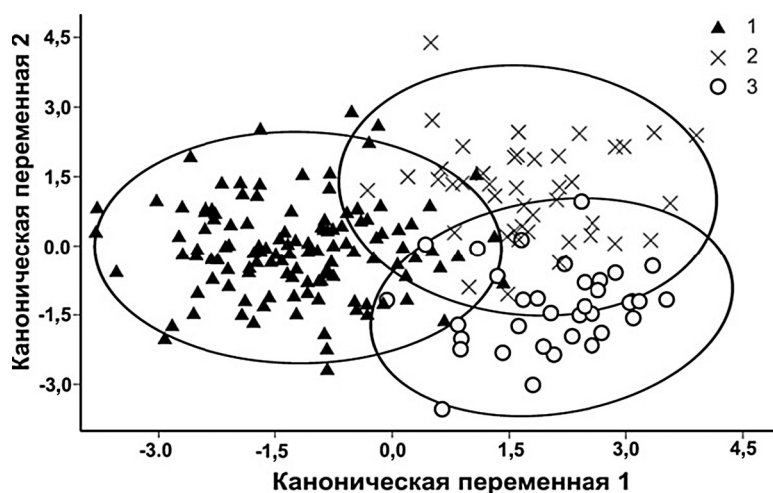


Рис. 2. Распределение особей обыкновенных полевков в пространстве канонических переменных. 1 – *M. arvalis*, 2 – гибридные особи, 3 – *M. obscurus*. Эллипсами обозначены 95% доверительные интервалы.

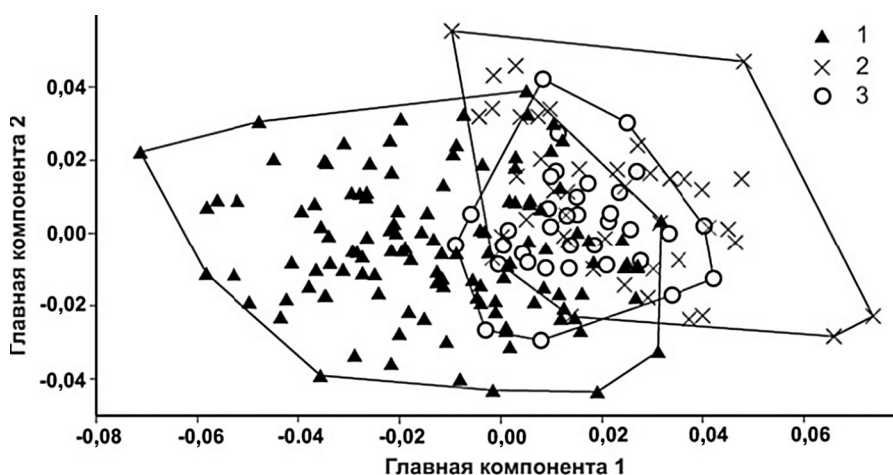


Рис. 3. Распределение особей обыкновенных полевков в пространстве первой и второй главных компонент. 1 – *M. arvalis*, 2 – гибридные особи, 3 – *M. obscurus*.

ботку полученных изображений проводили в программах TPSdig и MorphoJ. Относительные деформации вычисляли с использованием стандартных методов в программе TPSrelw (с подключением модуля “аффинные преобразования”). Последующая статистическая обработка осуществлялась в программах Past 3.14 и Statistica Ultimate Academic 13.

Результаты канонического анализа приведены на рис. 2. Основная межвидовая изменчивость проявляется по первой канонической оси, на которую приходится 78,8% межгрупповой дисперсии. Наблюдается неполное обособление “чистых” *M. arvalis*. Гибриды оказались близки к “чистым” *M. obscurus*, отличия между ними проявляются вдоль второй канонической оси, на которую приходится 21,2% дисперсии.

Дальнейшее исследование методом главных компонент (ГК) (рис. 3) и анализ трансформационных решёток позволил выявить некоторые тенденции изменения формы нижней челюсти. Первые пять главных компонент описывают 67% выборочной дисперсии. В целом гибридные особи обладают повышенной вариабельностью, но выборочная дисперсия гибридов, так же, как и в случае с каноническим анализом, смещается к “чистым” *M. obscurus*. На первую ГК наибольшие нагрузки дают метки 5, 6, 10, 11, 13 (рис. 1, 3). Они характеризуют горизонтальное смещение венечного отростка, основания углового отростка и нижней вырезки, а также масштерного бугра. Вторая ГК скоррелирована с метками 1, 4, 5, 11, 13, которые также описывают смещение основания резца и точки пересечения переднего края восходящей ветви венечного отростка с альвеолярной линией. Вдоль третьей ГК отмечается

горизонтальное смещение метки 5. Четвёртая ГК описывает небольшое смещение меток 4, 6, 11, 12, а пятая ГК – 3, 11. Наиболее изменчивыми оказались метки 1, 5, 11, 13. Самыми устойчивыми оказались метки 2, 3, 8, 9, описывающие положение нижней точки диастемы и основания зубного ряда, а также форму углового отростка.

Из-за повышенной изменчивости гибридов говорить о каких-либо тенденциях особенностей формы их нижней челюсти очень сложно, поэтому не будем на них останавливаться, отметим лишь особенности “чистых” родительских форм.

Анализ множества полученных векторов с помощью критерия T^2 Хотеллинга выявил статистически значимые ($p < 0,01$) различия двух родительских форм обыкновенных полевков. У *M. arvalis* вершина венечного отростка, верхняя задняя вырезка и массетерный бугорок отклоняются назад, а нижняя точка углового отростка и наиболее высокая точка нижней вырезки отклоняются вперед. Наблюдается общий сдвиг этих меток в горизонтальном направлении.

У *M. obscurus* вершина венечного отростка и массетерный бугорок отклоняются вперед, а нижняя точка углового отростка и наиболее высокая точка нижней вырезки отклоняются назад.

В целом *M. arvalis* характеризуются большей изменчивостью, а выборочная дисперсия *M. obscurus* гораздо ниже и преимущественно располагается в районе средних значений эталонной конфигурации.

Как показало данное исследование, гибридные особи имеют высокую изменчивость формы нижней челюсти, но при этом обладают большим сходством с родительской формой *M. obscurus*, так как между ними существует постоянный поток генов. Полученный результат согласуется с молекулярно-генетическими данными, большинство выявленных гибридов являются бэкротами от скрещивания с родительской формой *M. obscurus*. Повышенная изменчивость гибридов может быть связана с нарушением гомеостаза развития вследствие смешения не вполне совместимых генов. Также не исключено, что этот феномен является проявлением так называемого эффекта трансгрессивной сегрегации – появления при межвидовой гибридизации новых или “крайних” (по сравнению с исходными родительскими формами) признаков. Полагается, что подобный эффект определяется комплиментарным действием генов с аддитивным эффектом, а также эпистазом и сверхдоминированием [15]. Существующие генетические различия между полувидами обыкновенных полевков могут оказывать влияние на разное проявление морфологических признаков.

Полученные предварительные результаты демонстрируют реальную возможность применения методов геометрической морфометрии для выявления особенностей дивергенции близких филогенетических групп. Дальнейшие исследования с использованием как нижней челюсти, так и черепа позволят дать комплексную оценку морфологических особенностей полувидов обыкновенных полевков и гибридов между ними.

Источник финансирования. Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 18–04–00563 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схоль Е.Д. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // ДАН. 1969. Т. 118. № 6. С. 1411–1414.
2. Малыгин В.М. Сравнительный морфометрический анализ кариотипов двух географических форм 46-хромосомной обыкновенной полевки, *Microtus arvalis* (Cricetidae, Rodentia) // Зоол. журн. 1974. Т. 5. № 1. С. 89–91.
3. Jaarola M., Martínková N., Gündüz I., et al. Molecular Phylogeny of the Speciose Vole Genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences // Molec. Phylogen. and Evol. 2004. V. 33. P. 647–663.
4. Fink S., Excoffier L., Heckel G. Mitochondrial Gene Diversity in the Common Vole *Microtus arvalis* Shaped by Historical Divergence and Local Adaptations // Molec. Ecol. 2004. V. 13. P. 3501–3514.
5. DeWoody J.A. Nucleotide Variation in the *p53* Tumor-suppressor Gene of Voles from Chernobyl, Ukraine // Mutation Res. 1999. V. 439. P. 25–36.
6. Булатова Н.Ш., Потапов С.Г., Лавренченко Л.А. Геномная и хромосомная политипия в исследовании маркеров митохондриальной и ядерной ДНК у обыкновенных полевков (группа *Microtus arvalis*) // Генетика. 2010. Т. 46. № 5. С. 668–676.
7. Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // ДАН. 2009. Т. 426. № 1. С. 135–138.
8. Малыгин В.М., Пантелейчук Сантуш Луиш Т.М. Морфологические критерии определения голотипов таксонов видов обыкновенных полевков (*Microtus*, Rodentia, Mammalia) // ДАН. 1996. Т. 348 № 2. С. 282–286.
9. Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И. и др. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и

- сопредельных территорий // Тр. ЗИН РАН. 1996. Т. 232. 320 с.
10. Окулова Н.М., Баскевич М.И. Краниометрическая диагностика трёх близких форм обыкновенной полевки *Microtus arvalis sensu lato* // ДАН. 2007. Т. 412. № 3. С. 427–429.
 11. Лашкова Е.И., Рашевская А.В., Межжерин С.В. Использование метода геометрической морфометрии при анализе краниометрической изменчивости группы видов обыкновенных полевков *Microtus* (superspecies arvalis) // Наук. вісн. Ужгородського унів. Сер. Біологія. 2014. Вип. 37. С. 10–13.
 12. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК; 2007. 282 с.
 13. Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: КМК; 2018. 471 с.
 14. Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия формы черепа мышевидных грызунов (Mammalia: Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Жур. общей биол. 2000. Т. 61. № 6. С. 583–600.
 15. Rieseberg L.H., Archer M.A., Wayne R.K. Transgressive segregation, adaptation, and speciation // Heredity. 1999. V. 83. Iss. 4. P. 363–372.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE MANDIBLE SHAPE IN THE COMMON VOLE *Microtus arvalis* (RODENTIA, ARVICOLIDAE) HYBRID ZONE

**T. A. Mironova¹, V. B. Sycheva¹, A. A. Martynov¹, A. R. Gromov¹, D. S. Kostin¹,
V. A. Komarova¹, D. M. Krivonogov², L. A. Lavrenchenko¹**

¹*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

²*Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod (Arzamas Branch), Russian Federation*

Presented by Academician of the RAS D.S. Pavlov June 26, 2019

Received June 26, 2019

For the first time, the analysis of the mandible shape in semispecies of common vole (*Microtus arvalis*) from the hybrid zone was carried out using geometric morphometry methods. High morphological variability of hybrids that were closer to the parent form *Microtus obscurus* than to *M. arvalis* was found. The main trends in the shape of the mandible, which locate mainly in the horizontal plane, are revealed.

Keywords: common vole, semispecies, mandible, geometric morphometry.