

УДК 599.323.4:591.431.4:575.24

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ЗАДНЕЙ ЧАСТИ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ВЕРХНИХ МОЛЯРОВ У *Lasiopodomys (Stenocranium) gregalis* (Rodentia: Cricetidae)

© 2023 г. М. И. Чепраков[®]

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

[®]E-mail: Cheprakov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 23.11.2022 г.

После доработки 16.04.2023 г.

Принята к публикации 18.04.2023 г.

Установлено, что изменчивость дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров у *L. gregalis* образует морфологический модуль, имеющий иерархическую структуру. Этот модуль обозначен как нетипичная форма (Atypical Form), а его фенотип как АФ. Фенотип типичной формы обозначен как tf (typical form). Основная составляющая модульной изменчивости — это увеличение частоты особей с АФ фенотипом с возрастом. Степень выраженности этого фенотипа также увеличивается с возрастом. Присутствие фенотипа АФ у особей определяется моногенно. Особи с фенотипом АФ являются доминантными гетерозиготами или гомозиготами. Какой фенотип (tf или АФ) реализует доминантная гетерозигота может зависеть от влияния генов-модификаторов. Выявленный морфологический модуль присутствия дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров имеет генетическую основу.

Ключевые слова: *Lasiopodomys gregalis*, дополнительные элементы на M¹ и M², фенотипическая изменчивость, морфологическая модульность, наследование

DOI: 10.31857/S1026347022600996, **EDN:** EVIAKN

У ряда представителей полевок подсемейства Arvicolinae наблюдается тенденция к образованию дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров. Подобные особенности встречаются у отдельных видов и подвидов полевок родов *Neodon*, *Terricola*, *Chionomys* и подрода *Sumeriomys* (Огнев, 1950; Ангерманн, 1973; Громов, Поляков, 1977).

Выявление морфологических модулей и установление факторов, вовлеченных в их происхождение, является актуальным направлением в современной биологии (Esteve-Altava, 2017a, 2017b).

Целью настоящей работы является: описание морфотипической и фенотипической изменчивости дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров у *Lasiopodomys gregalis* и выявление факторов, влияющих на эту изменчивость; оценка модульности изменчивости изучаемых признаков и выявление характера наследования фенотипа Atypical Form.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевок содержали при свободном доступе к воде и корму, комнатной температуре ($17 \pm 4.0^\circ\text{C}$) и естественном сезонном изменении фотоперио-

да (Екатеринбург, $56^\circ 48'$ с.ш.). При рождении детенышей индивидуально метили, в возрасте около 25 дней отсаживали их от родителей, а в 1.0–1.5 мес. формировали пары. В качестве корма большую часть года давали морковь, зерна овса в шелухе. Летом кормили травяной смесью и овсом.

В исследовании использовали выборки черепов из трех лабораторных колоний. Время содержания колоний составляло 3–4 года. Были получены потомки до пятого поколения.

Основатели первой колонии были пойманы недалеко от пос. Яры Ямало-Ненецкий автономного округа (68.91° с.ш., 66.50° в.д.). Летом 1957 г., около двух десятков полевок завезли в виварий (Покровский, Большаков, 1979). Из них основателями колонии стали 7 самцов и 7 самок, черепов — 144 шт.

Основатели второй колонии были пойманы недалеко от пос. Лебяжье Курганской области (55.27° с.ш., 66.50° в.д.) в конце лета 1957 г. (Покровский, Большаков, 1979). Основателями стали 6 самцов и 6 самок, черепов — 146 шт.

В конце лета 2006 г. 1 самец и 1 самка были пойманы автором в окрестностях пос. Курманка Свердловской области (56.77° с.ш., 61.28° в.д.) и

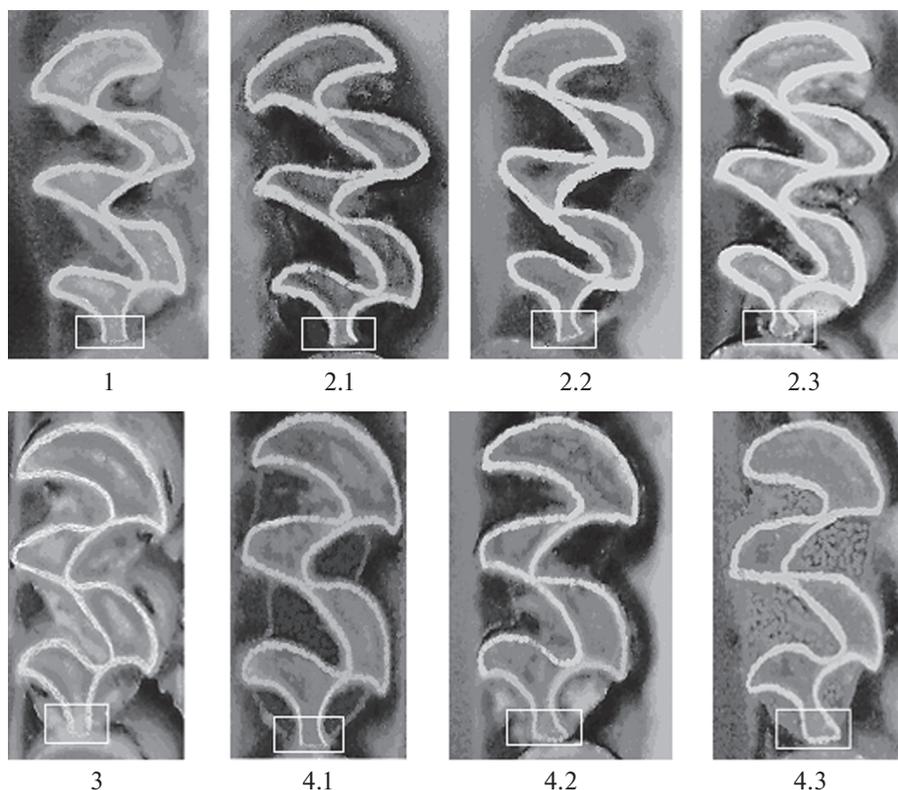


Рис. 1. Морфотипическая изменчивость (выделено прямоугольником) первого (M1) и второго (M2) верхних моляров узкочерепной полевки. 1 и 3 – варианты типичной формы M1 и M2. 2.1–2.3 и 4.1–4.3 – варианты нетипичной формы M1 и M2, отличающиеся по степени выраженности лингвального выступа. Этот выступ становится крупнее при переходе от первой градации ко второй и приобретает форму открытой петли в третьей градации.

стали основателями третьей колонии, черепов – 205 шт.

Особи второй и третьей колонии относятся к одному подвиду *L. (S.) g. gregalis* Pallas, 1778 и одной сублинии A1 cyt b, а первой колонии – к другому подвиду *L. (S.) g. major* Ognev, 1918 и другой сублинии A2 cyt b (Шварц и др., 1960; Громов, Поляков, 1977; Petrova *et. al.*, 2015). Материалы хранятся в музее института экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург.

Выявленные признаки – дополнительные элементы в заднем отделе первого и второго верхних моляров у *L. gregalis* образует морфологический модуль, имеющий иерархическую структуру. Этот модуль обозначен как нетипичная форма (Atypical Form), а фенотип, маркированный этим модулем, обозначен как АФ. Фенотип типичной формы обозначен как tf (typical form).

На рис. 1 представлены цифровые фотографии моляров отдельных особей. Фенотип tf представлен двумя вариантами морфотипа: 1 и 3. Фенотип АФ представлен шестью морфотипами: 2.1–2.3, 4.1–4.3. Морфотипы 2.1 и 4.1 имеют слабо выраженный дополнительный элемент в задней части первого и второго верхних моляров (градация 1). В морфотипах 2.2 и 4.2 эти элементы сильнее вы-

ражены (градация 2). В морфотипах 2.3 и 4.3 они наиболее выражены (градация 3).

Всего выявлено 297 моляров (15.0% от 1980), имеющих дополнительные элементы на правом или левом M1 или M2, и 153 особи (30.9% от 495), имеющих фенотип АФ. Для сравнения выборок из разных колоний между собой разные варианты фенотипа АФ объединяли в две категории сложности. В первую категорию вошли варианты морфотипов 2.1 и 4.1, во вторую – 2.2, 2.3, 4.2 и 4.3. Для выяснения характера наследования отклонений от типичной формы проводили посемейный анализ расщеплений в разных вариантах скрещивания.

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 – R_s , логлинейный анализ (LLA).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Модульность изменчивости дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров. Для первого верхнего моляра ранговая кор-

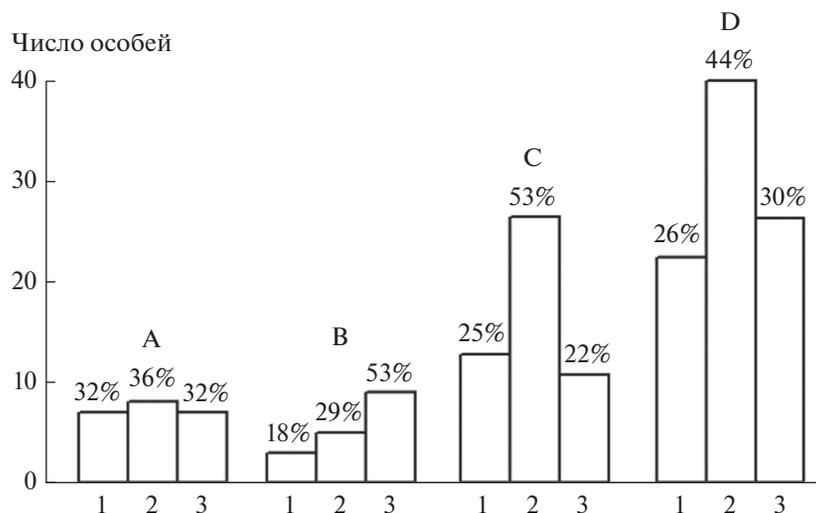


Рис. 2. Частоты особей, имеющих добавочные элементы на левом (1), левом и правом (2) и на правом (3) первом верхнем моляре в первой (А), во второй (В), в третьей (С) и суммарно в трех (D) колониях узкочерепной полевки.

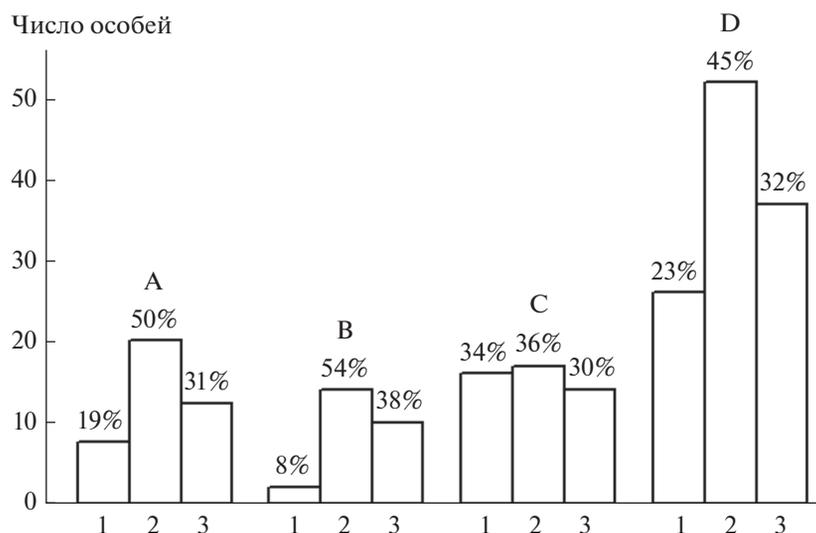


Рис. 3. Частоты особей, имеющих добавочные элементы на левом (1), левом и правом (2) и на правом (3) втором верхнем моляре в первой (А), во второй (В), в третьей (С) и суммарно в трех (D) колониях узкочерепной полевки.

реляция Спирмена (R_s) между присутствием или отсутствием добавочных элементов (градации 1 и 0) на левой и правой сторонах челюсти в выборках отдельных колоний колеблется от 0.43 до 0.62, а в выборке трех колоний составляет 0.55 ($P < 0.001$). Для этого моляра распределение особей, имеющих добавочные элементы на левой, на левой и правой и на правой сторонах челюсти, является симметричным и соответствуют отношению 1 : 2 : 1 ($\chi^2 < 1.5$, $df = 2$, $P = 0.48$, рис. 2). Колонии не отличаются по частотам этого распределения ($\chi^2 = 6.7$, $df = 4$, $P = 0.15$) и половые различия не выражены ($\chi^2 < 1.0$, $df = 2$, $P = 0.61$).

Для второго верхнего моляра эта же корреляция в выборках отдельных колоний колеблется от 0.44 до 0.67, а в выборке трех колоний составляет 0.55 ($P < 0.001$). Распределение особей, имеющих добавочные элементы на левой, на левой и правой и на правой сторонах челюсти, для второго моляра также симметричное ($\chi^2 < 3.2$, $df = 2$, $P = 0.21$ при сравнении с соотношением 1 : 2 : 1, рис. 3). Колонии также не отличаются по частотам этого распределения ($\chi^2 = 7.4$, $df = 4$, $P = 0.11$) и половые различия не выражены ($\chi^2 = 1.8$, $df = 2$, $P = 0.41$).

Ранговая корреляция Спирмена между присутствием или отсутствием добавочных элементов на первом и втором верхних молярах в выборках от-

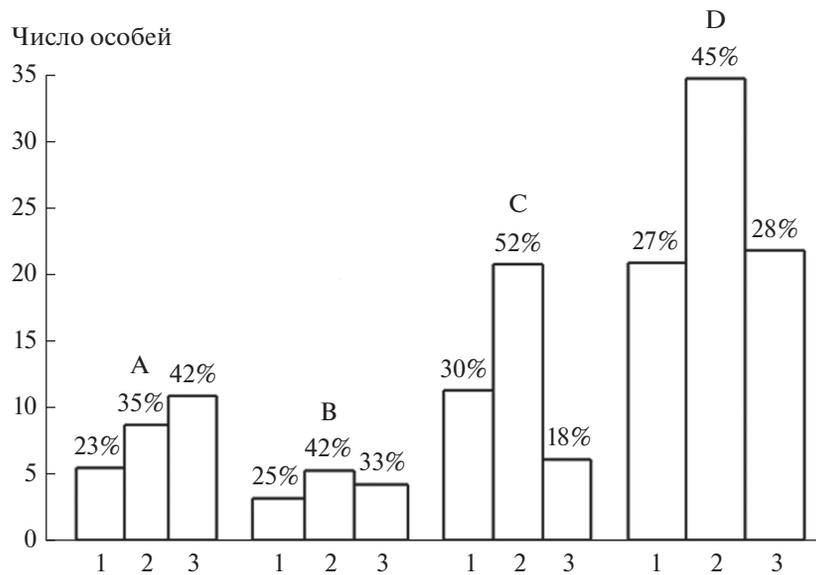


Рис. 4. Частоты самок, имеющих добавочные элементы на первом (1), первом и втором (2) и на втором (3) верхних молярах в первой (А), во второй (В), в третьей (С) и суммарно в трех (D) колониях узкочерепной полевки.

дельных колоний колеблется от 0.28 до 0.44, а в выборке трех колоний составляет 0.39 ($P < 0.001$). В данном случае эта корреляция несколько ниже, но также высоко статистически значима. Колонии отличаются по частотам распределения особей, имеющих добавочные элементы на первом, первом и втором и на втором молярах ($\chi^2 = 11.8$, $df = 4$, $P = 0.02$), половые различия также статистически значимы по этому показателю ($\chi^2 = 12.3$, $df = 2$, $P < 0.002$). В однополых выборках отличия между колониями по частотам распределения особей, имеющих добавочные элементы, отсутствуют (самцы: $\chi^2 = 7.4$, $df = 4$, $P = 0.11$, самки: $\chi^2 = 5.0$, $df = 4$, $P = 0.28$). Исходя из этого, данные по самцам и самкам рассматривали отдельно. У самок значения корреляции существенно (в два раза) выше, чем у самцов ($P < 0.001$). Корреляция Спирмена у самок в выборках отдельных колоний колеблется от 0.38 до 0.56, а в суммарной выборке корреляция составляет 0.50. Для самцов в выборках отдельных колоний значения меняются от 0.18 до 0.40, а в суммарной выборке составляют 0.25. У самок распределение особей, имеющих добавочные элементы на первом, первом и втором и на втором молярах симметричное и соответствуют отношению 1 : 2 : 1 ($\chi^2 < 0.85$, $df = 2$, $P = 0.65$). У самцов это распределение асимметричное и отличается от отношения 1 : 2 : 1 ($\chi^2 = 37.7$, $df = 2$, $P < 0.0001$). У них преобладают особи, имеющих добавочные элементы на втором моляре. Наглядно это можно видеть рис. 4 и 5. Возможно, существуют генетические факторы, определяющие такие отличия между полами.

Внутримодульная изменчивость (когда за единицу изменчивости взят моляр, а не особь). Проявление признака. Первый и второй верхние моляры не различаются по частоте экземпляров с наличием дополнительных элементов в заднем отделе (M1: 14.2%, 141/990, M2: 15.8%, 156/990, $\chi^2 < 0.9$, $df = 1$, $P > 0.35$).

Колонии различаются по частоте моляров с дополнительными элементами. Она выше в первой (16.1%, 93/576) и третьей колонии (17.3%, 142/820), чем во второй (10.6%, 62/584, $\chi^2 > 7.6$, $df = 1$, $P < 0.01$).

Частота моляров с этим признаком выше у самок (17.3%, 168/972, $\chi^2 = 7.8$, $df = 1$, $P = 0.01$), чем у самцов (12.8%, 129/1008). Она увеличивается с возрастом от 11.1% (149/1344) в младшей возрастной группе (1–5 мес.) до 23.3% (148/636) в старшей ($\chi^2 = 47.6$, $df = 1$, $P < 0.0001$) и при переходе от левой стороны (13.1%, 130/990) к правой стороне (16.9%, 167/990, $\chi^2 = 5.4$, $df = 1$, $P < 0.02$).

В последнем случае имеются отличия между колониями и между полами. В первой (слева – 10.4% или 30/288, справа – 21.9% или 63/288, $\chi^2 > 13.1$, $df = 1$, $P < 0.001$) и второй (слева – 7.5% или 22/292, справа – 13.7% или 40/292, $\chi^2 > 5.8$, $df = 1$, $P < 0.01$) колониях различия между сторонами челюсти присутствуют. А в третьей колонии их нет (слева – 19.2% или 78/410, справа – 15.6% или 64/410, $\chi^2 < 1.7$, $df = 1$, $P > 0.19$). Эти отличия отсутствуют у самок: на левой стороне – 17.1% (83/486) и на правой стороне – 17.5% (85/486, $\chi^2 < 0.1$, $df = 1$, $P > 0.85$), но выражены у самцов: на левой

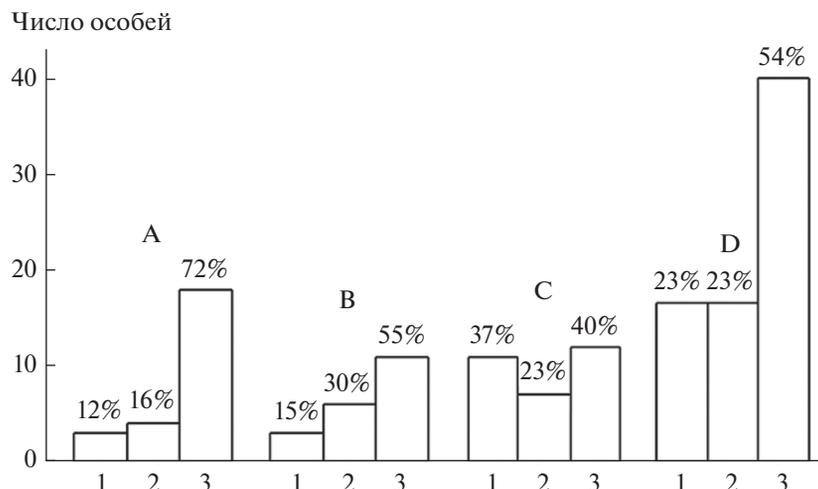


Рис. 5. Частоты самцов, имеющих добавочные элементы на первом (1), первом и втором (2) и на втором (3) верхних молярах в первой (A), во второй (B), в третьей (C) и суммарно в трех (D) колониях узкочерепной полевки.

стороне – 9.3% (47/504) и на правой стороне – 16.3% (82/504, $\chi^2 > 10.8$, $df = 1$, $P < 0.001$).

Различия в поколениях по этому признаку проявляются при взаимодействии с возрастом. В молодом возрасте различия между поколениями отсутствуют (0–2: 10.1%, 67/664, 3–5: 12.1%, 82/680, $\chi^2 = 1.3$, $df = 1$, $P = 0.25$). В возрасте старше 5 мес. они выражены (0–2: 27.8%, 89/320, 3–5: 18.7%, 59/316, $\chi^2 = 7.4$, $df = 1$, $P < 0.01$).

Они также могут проявляться в разных колониях у разных полов. Так, во второй колонии они выражены у самок (0–2: 13.8%, 21/152, 3–5: 4.8%, 5/104, $\chi^2 = 5.5$, $df = 1$, $P < 0.02$) и отсутствуют у самцов (0–2: 10.0%, 18/180, 3–5: 12.2%, 18/148, $\chi^2 = 0.4$, $df = 1$, $P = 0.53$). Напротив, в третьей колонии различия выражены у самцов (0–2: 17.0%, 38/224, 3–5: 7.8%, 14/180, $\chi^2 = 7.5$, $df = 1$, $P < 0.01$) и отсутствуют у самок (0–2: 22.6%, 48/212, 3–5: 20.0%, 42/204, $\chi^2 = 0.3$, $df = 1$, $P = 0.61$). В первой колонии различия между поколениями не выражены ни у самок (0–2: 17.4%, 16/92, 3–5: 17.3%, 36/208, $\chi^2 < 0.1$, $df = 1$, $P = 0.99$), ни у самцов (0–2: 12.1%, 15/124, 3–5: 17.1%, 26/152, $\chi^2 = 1.4$, $df = 1$, $P = 0.25$).

Выраженность признака. Для оценки степени выраженности дополнительных элементов в заднем отделе М1 и М2 моляры делили на две категории. В первую вошли морфотипы 2.1 и 4.1, во вторую – морфотипы 2.2, 2.3, 4.2 и 4.3.

Лево-правостороннее положение моляров в челюсти не влияет на степень выраженности дополнительных элементов (29.2%, 38/130 и 28.7%, 48/167, $\chi^2 < 0.1$, $df = 1$, $p > 0.92$). М1 и М2 также не различаются по этому параметру (25.5%, 36/141 и 32.1%, 50/156, $\chi^2 < 1.5$, $df = 1$, $P > 0.21$).

Частота моляров второй категории выраженности увеличивается с возрастом от 14.8% (22/149) у молодых особей до 43.2% (64/148, $\chi^2 > 5.7$, $df = 1$, $P < 0.02$) у полевок старше 5 мес. Возрастные различия выражены в первой (10.0%, 3/30 и 33.3%, 21/63, $\chi^2 > 5.7$, $df = 1$, $P < 0.02$) и третьей (12.5%, 13/96 и 54.4%, 25/46, $\chi^2 > 28.2$, $df = 1$, $P < 0.001$) колониях. Но не выражены во второй колонии (30.4%, 7/23 и 46.2%, 18/39, $\chi^2 = 1.5$, $df = 1$, $P = 0.23$).

У самцов выраженность признака представлена в большей степени (34.9%, 45/129), чем у самок (24.4%, 41/168, Fisher exact, $P = 0.03$). В первой возрастной группе половые различия не выражены: 14.6% (9/64) против 15.3% (13/85, Fisher exact, $P = 0.51$), зато во второй группе имеются: 55.4% (36/65) против 33.7% (28/83, Fisher exact, $P < 0.01$). В первой колонии наблюдается сходная ситуация: в молодом возрасте у самцов имеем 0% (0/10) против 15% у самок (3/20, Fisher exact, $P = 0.28$), в старшем возрасте имеем 48.4% (15/31) против 18.8% (6/32, Fisher exact, $P < 0.02$). Во второй колонии у молодых полевок выраженность признака выше у самцов (53.8%, 7/13), чем у самок (0%, 0/10, Fisher exact, $P < 0.01$). Зато в старшем возрасте половых различий нет: 52.2% (12/23) против 37.5% (6/16, Fisher exact, $P = 0.28$). В третьей колонии в молодом возрасте различия также присутствуют, но у самцов значение ниже (4.9%, 2/41), чем у самок (18.2%, 10/55, Fisher exact, $P < 0.05$). В старшем возрасте в этой колонии частота у самцов (81.2%, 9/11) выше, чем у самок (45.7%, 16/35, Fisher exact, $P < 0.04$).

Частота моляров второй категории выраженности уменьшается в чреде поколений (0–2: 37.2%, 58/156, 3–5: 19.9%, 28/141, $\chi^2 = 10.8$, $df = 1$, $P < 0.001$). Эта особенность выражена у самок (0–2: 37.6%, 32/85, 3–5: 10.8%, 9/83, $\chi^2 = 16.3$, $df = 1$, $P < 0.001$).

< 0.0001). Но она отсутствует у самцов (0–2: 36.6%, 26/71; 3–5: 32.8%, 19/58, $\chi^2 = 0.2$, $df = 1$, $P = 0.64$). Она отсутствует в более молодом возрасте (0–2: 13.4%, 9/67, 3–5: 15.8%, 13/82, $\chi^2 = 0.2$, $df = 1$, $P = 0.67$), но присутствует в возрасте старше 5 мес. (0–2: 55.1%, 49/89, 3–5: 25.4%, 15/59, $\chi^2 = 12.7$, $df = 1$, $P < 0.001$).

Модульная изменчивость. В соответствии с модульным подходом считали, что фенотип AF проявился у особи независимо от того, присутствуют дополнительные элементы на одном, двух, трех или четырех молярах. Частота особей с AF фенотипом в колонии 1 составляет 35.4% (51/144). В возрасте от 1 до 5 мес. она ниже 21.3% (17/80), чем в старшем возрасте (53.1%, 34/64, Fisher exact, $P < 0.0001$). В колонии 2 она составляет 21.9% (32/146) и с возрастом также увеличивается с 13.0% (12/92) до 37.0% (20/54, Fisher exact, $P < 0.001$). В колонии 3 эта частота составляет 34.2% (70/205) и тоже увеличивается с возрастом с 30.5% (50/164) до 48.8% (20/41, Fisher exact $P < 0.03$). Различия в частоте признака между колониями присутствуют в более молодом возрасте ($\chi^2 = 10.3$, $df = 2$, $P < 0.01$) и не выражены в возрасте старше 5 мес. ($\chi^2 = 3.2$, $df = 2$, $P = 0.21$).

Отсутствует влияния пола (самки: 32.1%, 78/243, самцы: 29.8%, 75/252, Fisher exact, $df = 1$, $P = 0.32$), поколений (0–2: 31.3%, 77/246; 3–5: 30.5%, 76/249, Fisher exact, $df = 1$, $P = 0.46$) и их взаимодействия (Fisher exact, $df = 1$, $P > 0.27$) на проявление AF фенотипа у особей (LLA: $P > 0.09$).

Выраженность фенотипа AF. Выраженность фенотипа AF с возрастом увеличивается. В первой возрастной группе частота особей с AF фенотипом 2 и 3 градаций составляет 12.7% (10/79), тогда как в возрасте старше 5 мес. она равна 43.2% (32/74, LLA: $\chi^2 = 15.1$, $df = 1$, $P < 0.0001$).

Эта частота падает в чреде поколений. У полевок 0–2 поколений она выше 37.7% (29/77), чем у особей 3–5 поколений 17.1% (13/76, LLA: $\chi^2 = 6.6$, $df = 1$, $P < 0.01$). Кроме того, у полевок 0–2 поколений она увеличивается с возрастом с 11.8% (4/34) до 58.1% (25/43, Fisher exact, $P < 0.001$). А у полевок 3–5 поколений возрастные различия по этому показателю статистически недостоверны (13.3%, 6/45 и 22.6%, 7/31, Fisher exact, $P = 0.23$). Уменьшение этого показателя в чреде поколений выражено у самок (0–2: 47.2%, 17/36 и 3–5: 9.5%, 4/42, Fisher exact, $P < 0.001$), а у самцов различия между поколениями не выражены (0–2: 29.3%, 12/41 и 3–5: 26.5%, 9/34, Fisher exact, $P = 0.50$). Колонии не отличаются по степени выраженности фенотипа AF ($\chi^2 = 2.5$, $df = 2$, $P = 0.29$). Доля особей с более сильной выраженностью составляет 31.4% (16/51) в первой, 34.4% (11/32) во второй и 21.4% (15/70) в третьей колонии. Таким образом, степень выраженности фенотипа AF увеличивается с возрастом и уменьшается у самок в

чреде поколений. Возрастные различия также затухают в чреде поколений.

Был рассмотрен еще один модульный показатель, такой как число моляров у особи, имеющих дополнительные элементы. По этому показателю были обнаружены только различия между самками и самцами (LLA: $\chi^2 = 5.7$, $df = 1$, $P < 0.02$). У самок доля особей с 3–4 молярами, имеющими дополнительные элементы, выше (33.3%, 26/78), чем у самцов (14.7%, 11/75). Ни принадлежность к разным колониям (LLA: $\chi^2 = 0.7$, $df = 2$, $P = 0.70$), возрастным группам (LLA: $\chi^2 = 0.5$, $df = 1$, $P = 0.46$) или поколениям (LLA: $\chi^2 = 0.2$, $df = 1$, $P = 0.65$) не оказывает влияние на этот показатель. Число моляров у особи, имеющих дополнительные элементы, показывает взаимосвязь с таким показателем как степень выраженности AF фенотипа (LLA: $\chi^2 = 10.3$, $df = 1$, $P < 0.002$ и $\chi^2 = 21.3$, $df = 6$, $P < 0.002$, $R_s = 0.27$ – 0.35 , $P < 0.001$). Самая высокая ранговая корреляция Спирмена наблюдается тогда, когда обе переменные представлены полным числом градаций (4×3). В таком варианте сравнений самки ($R_s = 0.27$, $P < 0.02$) и самцы ($R_s = 0.43$, $P < 0.001$) имеют сходные и статистически значимые значения.

Так как на проявление фенотипа AF в рамках рассмотрения по сумме моляров не влияет пол особи, то дальнейший анализ проводили по обоим полам. Результаты посемейных расщеплений по фенотипу AF в разных вариантах скрещивания приведены в табл. 1. Характер генетической детерминации фенотипа AF оказался относительно простым.

Гипотеза генетической детерминации предполагает, что присутствие фенотипа AF у особей *L. gregalis* определяются моногенно. Особи с фенотипом AF являются доминантными гетерозиготами или гомозиготами. Особи с фенотипом tf являются рецессивными гомозиготами. В редких случаях среди них могут присутствовать доминантные гетерозиготы. Какой фенотип (tf или AF) реализует доминантна гетерозигота может зависеть от влияния генов-модификаторов.

Анализ расщеплений. При скрещивании родителей с фенотипом AF в семье № 1 имеется только один потомок с фенотипом AF (табл. 1). Соответственно, родители могли быть оба доминантными гетерозиготами ($\chi^2 = 0.33$, $df = 1$, $P < 0.56$) либо по крайней мере один из них мог быть доминантной гомозиготой. В семьях № 2–8 наблюдаемое соотношение фенотипа tf к фенотипу AF согласуется с отношением моногенного расщепления 1 : 3 ($\chi^2 = 0.6$ – 2.7 , $df = 1$, $P = 0.09$ – 0.80). Особи с фенотипом AF – доминантные гетерозиготы, которые показывают полное проявление.

В семьях № 9–12 наблюдаемое расщепление отличается от ожидаемого 1 : 3 статистически зна-

Таблица 1. Расщепление по признаку дополнительные элементы в задней части первого и второго верхних моляров в потомстве родителей разных фенотипов

№ семьи	Фенотип родителей	Фенотип потомков		
		Typical form	Atypical form	всего
1	Atypical form × atypical form	0	1	1
2		1	4	5
3		2	4	6
4		1	2	3
5		2	3	5
6		5	7	12
7		1	1	2
8		2	1	3
9		4	2	6
10		24	16	40
11		15	5	20
12		13	1	14
13	Atypical form × typical form	3	6	9
14		1	2	3
15		1	2	3
16		1	2	3
17		1	1	2
18		1	1	2
19		3	2	5
20		3	2	5
21		5	3	8
22		14	1	15
23		11	3	14
24		9	3	12
25		24	11	35
26	Typical form × typical form	0	1	1
27		1	3	4
28		4	3	7
29		3	1	4

чимо ($\chi^2 = 5.5-34.4$, $df = 1$, $P < 0.02$) с проявлением AF фенотипа от 10% до 53% в среднем 40%. В семьях № 10 и № 11 особи с фенотипом AF в возрасте старше 5 мес. показывают полное проявление ($\chi^2 = 0.3-0.6$, $df = 1$, $P = 0.44-0.56$), тогда как у молодых полевок в этих семьях проявление неполное (28 и 50%, $\chi^2 = 26.8-29.5$, $df = 1$, $P < 1 \times 10^4$). В семьях № 9 и № 12 возрастные различия не выражены.

На то, что неполное проявление фенотипа AF связано с влиянием генов-модификаторов, указывает следующий факт. В семье № 12 у потомков выражено неполное проявление ($\chi^2 = 34.4$, $df = 1$, $P < 1 \times 10^{-7}$). У самца из этой семьи с другой сам-

кой в семье № 3 у потомков проявление полное ($\chi^2 = 0.2$, $df = 1$, $P = 0.64$). Самка из семьи № 12 с другим самцом в семье № 6 имеет потомков с полным проявлением фенотипа AF ($\chi^2 = 1.8$, $df = 1$, $P = 0.18$).

В скрещиваниях родителей с фенотипом AF и tf в семьях № 13–21 соотношение фенотипа tf к фенотипу AF согласуется с отношением моногенного расщепления 1 : 1 ($\chi^2 = 0.0-1.0$, $df = 1$, $P = 0.32-1.0$). Следовательно, особи с фенотипом AF – доминантные гетерозиготы, которые показывают полное проявление. Расщепление в семьях № 13–18 также согласуется с соотношением 1 : 3 ($\chi^2 = 0.11-0.67$, $df = 1$, $P = 0.41-0.74$), следова-

тельно родитель с фенотипом *tf* в этих семьях может быть непроявившейся доминантной гетерозиготой. Это маловероятно для такого родителя в семьях № 19–21 ($\chi^2 = 3.3-6.0$, $df = 1$, $P = 0.02-0.07$). Наблюдаемое расщепление в семьях № 22, 23 и 25 отличается от ожидаемого 1 : 1 статистически значимо ($\chi^2 = 4.6-34.4$, $df = 1$, $P < 0.032$), а в семье № 24 – на уровне тенденции ($\chi^2 = 3.0$, $df = 1$, $P < 0.083$) с проявлением АФ фенотипа от 13 до 63% в среднем 42%. У полевок в возрасте 1–5 мес. в семьях № 22–25 наблюдаемое расщепление отличается от ожидаемого 1 : 1 ($\chi^2 = 5.0-13.4$, $df = 1$, $P = 0.03-0.001$) с проявлением АФ фенотипа от 0% до 30% в среднем 7%. В большем возрасте в семьях № 22–24 соотношение фенотипа *tf* к фенотипу АФ согласуется с отношением моногенного расщепления 1 : 1 ($\chi^2 = 0.0-1.0$, $df = 1$, $P = 0.32-1.0$). В этом возрасте в семье № 25 число потомков с фенотипом АФ (7) статистически значимо превышает число особей с фенотипом *tf* (1, $\chi^2 = 4.5$, $df = 1$, $P < 0.04$). Видимо в этой семье проявилось избирательное попадание особей с фенотипом АФ в старшую возрастную группу.

В скрещиваниях родителей с фенотипом *tf* в семьях № 26–29 соотношение фенотипа *tf* к фенотипу АФ среди потомков согласуется с отношением моногенного расщепления 1 : 1 ($\chi^2 = 0.14-1.0$, $df = 1$, $P = 0.32-0.71$). Следовательно, один из родителей является непроявившейся доминантной гетерозиготой. Для семей № 26 и № 27 оно также согласуется с соотношением 1 : 3 ($\chi^2 = 0.0-0.33$, $df = 1$, $P = 0.56-1.0$), поэтому второй родитель в этих семьях может быть непроявившейся доминантной гетерозиготой. Это маловероятно для второго родителя в семьях № 28 и № 29 ($\chi^2 = 3.9-5.3$, $df = 1$, $P = 0.02-0.05$).

Таким образом, особи с фенотипом АФ – доминантные гетерозиготы. В редких случаях можно допустить, что среди них могут встретиться доминантные гомозиготы. Доминантные гетерозиготы могут показывать как полное, так и неполное проявление. В ряде случаев их проявление увеличивается с возрастом от неполного к полному. Неполное проявление фенотипа АФ связано с влиянием генов-модификаторов. Особи с фенотипом *tf* в подавляющем большинстве – это рецессивные гомозиготы. Однако, среди них могут встречаться доминантные гетерозиготы с неполным проявлением.

Выявленный морфологический модуль присутствия дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров имеет генетическую основу, что согласуется с представлением о генетической компоненте интеграции и модульности морфологических структур (Klingenberg, 2014).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Модульность как взаимосвязь изменчивости признаков. Наиболее простой билатеральный модуль представляет собой взаимосвязь (корреляцию) изменчивости морфологических признаков на левой и правой стороне челюсти, черепа или тела. Это первый уровень интеграции. При наличии аналогичных структур, например моляров, модуль может иметь последующий уровень интеграции. В нашем случае это первый и второй верхние моляры. Взаимосвязь изменчивости признаков на этих молярах будет представлять собой второй уровень морфологического модуля. Это будет представлять иерархию модулей (Klingenberg, 2014, Esteve-Altava, 2017a, b). При изучении внутримодульной изменчивости было установлено, что по частоте экземпляров с наличием дополнительных элементов в заднем отделе первый и второй верхние моляры не различаются. Похожая ситуация наблюдается в одной (под № 26) из 17 локальных выборок у *Terricola savii* (Selys, 1838) – М1: 30.3%, 10/33, М2: 40.0%, 14/35, Fisher exact, $P = 0.28$ по (Contoli, 1980). Сходные результаты наблюдаются в сборной выборке *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) из Альп – М1: 3.2%, 4/126, М2: 4.0%, 5/126, Fisher exact, $P = 0.50$ по (Ангерманн, 1973). В сборной выборке *Microtus arvalis* (Pallas, 1778), собранной в течение 55 лет из разных локалитетов по всей стране, наблюдаются подобные результаты – М1: 59.7%, 40/67, М2: 38.8%, 26/67, Fisher exact, $P = 0.10$ по (Dienske, 1969).

Однако в природных выборках частота присутствия дополнительных элементов в заднем отделе на М2 чаще выше, чем на М1 (Громов, Поляков, 1977, Kryštufek, Shenbrot, 2022). Так у *T. savi* выделяются четыре группы, состоящие из однородных по частоте как М2, так и М1 выборок, которые показывают различные соотношения частот проявления дополнительных элементов на М1 и М2 по (Contoli, 1980). Первая группа состоит из 3 выборок с номерами 1, 10 и 15 и имеет наиболее высокие частоты как М2: от 57 до 89% в среднем 74% (58/78), так и на М1: в среднем 12% (9/78). Возможно, в этих выборках животные более старые. По нашим данным возраст в наибольшей степени (примерно в два раза) способен повышать частоту проявления дополнительных элементов. В остальных 3 группах средняя частота проявления для М2 меняется от 23 до 39%, а для М1 – от 1 до 3%. Три аллопатрических разновидности: *T. savi*, *T. brachycercus* (Lehmann, 1961) и *T. nebrodensis* (Minà-Palumbo, 1868) недавно были выделены в пределах этого вида (Bezerra *et al.*, 2016). Две выборки (№ 30 и № 31), взятые из района обитания *T. brachycercus*, и одна выборка (№ 33), взятая из района обитания *T. nebrodensis*, входят в последние 3 группы, так что внутривидовые различия по соотношения частот проявления дополнитель-

ных элементов на M1 и M2 у *T. savi*, выражены сильнее, чем различия между близкими видами в группе видов *savi*.

Выраженность (две градации) проявления дополнительных элементов у *T. savi* прослеживается только для M2. Она сходная в группах выборок и колеблется в среднем от 26 до 47% (вторая градация) и отсутствует в выборке № 26 (все M2 первой градации).

Дополнительные элементы проявляются с большей частотой на M2: 34.2%, 130/380, чем на M1: 8.2%, 31/380, $\chi^2 = 76$, $df = 1$, $P < 0.0001$ у *Terricola majori* (Thomas, 1906) из Теберды и Кавказа. У *Terricola subterraneus* из Альп для M2 частота составляет 53.2%, 42/79 и выше, чем для M1: 5.1%, 4/79, Fisher exact, $P < 0.0001$. Для *T. subterraneus* (Selys, 1836) из Саксонии для M2 частота составляет 59.2%, 58/98 и также выше, чем для M1: 4.0%, 4/100, Fisher exact, $P < 0.0001$. Для этого же вида из Тюрингии частота составляет для M2 70.4%, 38/54 и также выше, чем для M1: 18.5%, 10/54, Fisher exact, $P < 0.0001$ по (Ангерманн, 1973).

У *Chionomys roberti* (Thomas, 1906) (Турция, Кавказ) частота проявления дополнительных элементов на M2: 11.2%, 17/152 также выше, чем на M1: 1.3%, 2/152, Fisher exact $P < 0.0001$ по (Ангерманн, 1973).

Для полевок подрода *Sumeriomys* из Малой Азии частота проявления дополнительных элементов также выше на M2: 50.0%, 63/126, чем на M1: 20.6%, 26/126, Fisher exact $P < 0.0001$. Для таких же полевок из Передней Азии эта частота составляет для M2: 62.1%, 72/116, а для M1: 6.0%, 7/116, Fisher exact $P < 0.0001$ (Ангерманн, 1973). Обе выборки видимо представляют сборные группы из различных видов и подвидов подрода *Sumeriomys*. Показано, что особи отдельных представителей этого подрода как в Малой, так и Передней Азии могут иметь дополнительные элементы на M1 и M2 (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружено, что изменчивость дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров у *L. gregalis* образует морфологический модуль, имеющий иерархическую структуру. Первый уровень модуля — билатеральной симметричности более стабильный. Колонии, а также самцы и самки не отличия по частотам распределения особей, имеющих добавочные элементы на левой, на левой и правой и на правой сторонах челюсти. Второй уровень — присутствием или отсутствием дополнительных элементов на первом и втором верхних молярах более мобильный. Колонии отличаются по частотам распределения особей с добавочными элементами, также выражены половые различия. Однако, в однополых выборках отличия между колониями отсутствую-

ют. У самок величина взаимосвязи между присутствием или отсутствием добавочных элементов на первом и втором верхних молярах оказалась в два раза выше, чем у самцов. У самок распределение особей, имеющих добавочные элементы на первом, первом и втором и на втором молярах, симметричное, а у самцов оно асимметричное.

Основная составляющая модульной изменчивости — это увеличение частота особей с АФ фенотипом с возрастом. Степень выраженности фенотипа АФ также увеличивается с возрастом, но уменьшается в чреде поколений и показывает взаимосвязь с таким показателем как число моляров у особи, имеющих дополнительные элементы.

Присутствие фенотипа АФ у особей *L. gregalis* определяются моногенно. Особи с фенотипом АФ являются доминантными гетерозиготами или гомозиготами. Какой фенотип (tf или АФ) реализует доминантная гетерозигота может зависеть от влияния генов-модификаторов. Выявленный морфологический модуль присутствия дополнительных элементов в заднем отделе первого и второго верхних моляров имеет генетическую основу.

Внутримодульная изменчивость (когда за единицу изменчивости взят моляр, а не особь) существенно в большей степени подвержена влиянию внутригрупповых (внутрипопуляционных) факторов. Все исследователи, занимающиеся изучением присутствия дополнительных элементов в заднем отделе M2 и M1, использовали именно подобный подход. Неудивительно, что результаты показывают высокую изменчивость. Кроме того, никто не занимался оценкой влияния даже таких обычных внутрипопуляционных факторов, как пол и возраст. В настоящей работе впервые показано влияние внутригрупповых факторов на частоту встречаемости дополнительных элементов в заднем отделе M2 и M1.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор благодарит анонимных рецензентов за важные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН 122021000094-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Вып. 3. С. 104–118.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука, 1977. 502 с.

- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии). Т. 7. Microtinae. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 736 с.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевков. М.: Наука, 1979. 147 с.
- Шварц С.С., Копеин К.И., Покровский Ф.В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевков и их помесей // Зоол. журн. 1960. Т. 39. Вып. 6. С. 912–926.
- Bezerra A.M., Annesi F., Aloise G., Amori G., Giustini L., Castiglia R. Integrative taxonomy of the Italian pine voles, *Microtus savii* group (Cricetidae, Arvicolinae) // Zool. Scr. 2016. V. 45. № 3. P. 225–236.
- Contoli L. Les Pitymys de l'Italie centrale occidentale (Rodentia, Arvicolidae). Données craniométriques et dentaires // Mammalia. 1980. V. 44. P. 319–337.
- Dienske H. Notes on differences between some external and skull characters of *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) and of *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) from the Netherlands // Zool. Meded. 1969. V. 44. № 6. P. 83–108.
- 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>
- 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.
- Petrova T.V., Zakharov E.S., Samiya R., Abramson N.I. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences: an echo of Pleistocene prosperity // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2015. V. 53. № 2. P. 97–108.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12082>

Additional Elements in the Posterior Part of the First and Second Upper Molars in *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Rodentia: Cricetidae)

M. I. Cheprakov[#]

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

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

It was found that the variability of additional elements in the posterior part of the first and second upper molars in *L. gregalis* forms a morphological module with a hierarchical structure. This module is designated as an atypical form (Atypical Form), and its phenotype as AF. The phenotype of the typical form is designated as tf (typical form). The main component of modular variability is an increase in the frequency of individuals with AF phenotype with age. The severity of this phenotype also increases with age. The presence of the AF phenotype in individuals is determined monogenously. Individuals with the AF phenotype are dominant heterozygotes or homozygotes. Which phenotype (tf or AF) the dominant heterozygote implements may depend on the influence of modifier genes. The revealed morphological module of the presence of additional elements in the posterior part of the first and second upper molars has a genetic basis.

Keywords: *Lasiopodomys gregalis*, additional elements on M1 and M2, phenotypic variability, morphological modularity, inheritance