

УДК 599.323.4:575.82

ТЕМПИ ДИВЕРГЕНЦІЇ КРАНІОМЕТРИЧНИХ ОЗНАК ЛІСОВИХ МИШЕЙ (*SYLVAEMUS*, *MURIDAE*, *RODENTIA*) ФАУНИ УКРАЇНИ

Дзеверін І. І., Лашкова О. І.

Темпи дивергенції краніометричних ознак лісових мишей (Sylvaemus, Muridae, Rodentia) фауни України. – І. І. Дзеверін, О. І. Лашкова. – Оцінки темпів дивергенції, одержані для видів лісових мишей фауни України загалом відповідають припущенню, що ця група видів перебуває в стані стазису. Можна припускати, що дивергенцію цих видів було уповільнено дією стабілізуючого добору.

Ключові слова: *Sylvaemus*, краніометричні ознаки, дивергенція, стазис.

Адреса: Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, вул. Богдана Хмельницького 15, 01601, Київ–30, Україна, e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua, olenalashkova@gmail.com

Rates of Divergence for Craniometric Characters in Sylvaemus species (Muridae, Rodentia) from the Ukraine fauna. – I. Dzeverin, O. Lashkova. – It can be revealed from the estimates of the divergence rates in Sylvaemus species from the Ukraine fauna that the stasis has predominated in their evolution. The divergence of these species could possibly be slowed down by the stabilizing selection.

Keywords: *Sylvaemus*, craniometric characters, divergence, stasis.

Address: Schmalhausen Institute of Zoology, Bogdan Khmelnytskyi str. 15, 01601, Kiev, Ukraine, e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua, olenalashkova@gmail.com

Вступ

Як палеонтологічні, так і порівняльно-морфологічні й молекулярно-генетичні дані свідчать, що темпи еволюційних процесів досить варіабельні, можуть помітно відрізнятися в споріднених еволюційних лініях і навіть змінюватися під час еволюції однієї й тієї самої лінії. Зазвичай еволюційні перетворення в природі відбуваються зі швидкістю, яка набагато менша за потенційно можливу, хоча відомі й випадки досить швидких трансформацій [10, 11].

Еволюційні перетворення в більшості досліджених ліній відповідали теоретичним моделям стазису або випадкового блукання (тобто моделі броунівського руху). Дж. Хант, проаналізувавши 250 викопних серій, виявив спрямовану трансформацію лише в 5% випадків, а в решти серій – майже порівно стазис та випадкове блукання [15]. Подібні в першому наближенні результати було одержано на матеріалі 49 сучасних груп Л. Хармоном зі співавторами [12].

У деяких еволюційних лініях класу ссавців (Mammalia) виявлено повільні зміни, що їх описує модель стазису [21, та інші автори]. Досить низькі

темпи перетворень виявлено в опосумів (Didelphidae) [19]. Дивергенція палеарктичних видів нічних (Myotis, Vespertilionidae) була значно швидшою (окрім декількох ліній, чия дивергенція було уповільнено, можливо, дією стабілізуючого добору) й відповідала теоретичній схемі випадкового блукання [8, 9]. Дослідження еволюції краніометричних ознак у представників роду *Mus* показало, що деякі ознаки змінювалися відповідно до моделі випадкового блукання, деякі перебували в стані стазису, зміни інших не відповідали жодній з цих моделей [22].

Мишоподібні гризуни (Muridae) як одна з найчисленніших та найрізноманітніших груп ссавців є цікавим об'єктом для дослідження темпів та механізмів дивергентної еволюції. Метою цієї нашої роботи було одержати оцінки темпів дивергенції в цій групі на матеріалі чотирьох видів лісових мишей (*Sylvaemus* Ognev in Ognev et Worobiew, 1923) фауни України. Для опису та аналізу обрано краніометричні ознаки.

Хоча лісові миші належать до найчисленніших та чи не найкраще досліджених ссавців європейської фауни, серед науковців досі немає консенсусу щодо таксономії групи та валідних

назв видів. *Sylvaemus* часто розглядають як підрід у складі роду *Apodemus*, валідною назвою жовтогорлої миші часто вважають *A. flavicollis* (Melchior 1834) [напр., 23, 14] тощо. Ці розбіжності потребують додаткового спеціального аналізу, який, безсумнівно, виходить за межі цього дослідження. Наразі ми розглядаємо в цьому дослідженні *Sylvaemus* як окремий рід, а *S. tauricus* – як валідну назву [аргументацію див.: 5, 3, 4]. Водночас *S. witherbyi* є, судячи з усього, валідною назвою степової миші [Kryštufek 2002, цит. за: 14].

Матеріал і методи

Було досліджено черепи чотирьох видів лісових мишей з колекції відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України. Це види лісових мишей з території України та суміжних територій: жовтогорла миша *Sylvaemus tauricus* (Pallas 1811), лісова миша *S. sylvaticus* (L. 1758), степова миша *S. witherbyi* (Thomas 1902), мала миша *S. uralensis* (Pallas 1811). Усі вимірювання були зроблені однією людиною. Видову належність більшості особин було попередньо визначено шляхом біохімічного генного маркірування С. В. Межжеріним. Докладніше цю вибірку описано в роботах [3, 4].

Для оцінки темпів дивергенції використано значення 17 краніометричних ознак, поміряних штангенциркулем: загальна довжина черепа, конділобазальна довжина черепа, ширина виличних дуг у їх першій третині, ширина черепа в ділянці слухових барабанів, ширина міжорбітального звуження, висота роstrума, найбільша висота черепа, довжина слухових барабанів без відростків, довжина діастеми верхньої щелепи, довжина носових кісток, найбільша ширина двох різцевих отворів, довжина двох різцевих отворів, відстань од краю альвеоли різців до переднього краю різцевих отворів, довжина нижньої щелепи, висота нижньої щелепи, довжина верхнього ряду молярів, довжина нижнього ряду молярів. Одержані значення були далі лог-трансформовані (з використанням десяткових логарифмів).

Для того, щоб усунути ефекти змін розміру й проаналізувати еволюційні зміни форми черепа, було застосовано метод Барнабі [7, 30, див. також: 9]; m -компонентний вектор $(m^{-0.5} \ m^{-0.5} \ \dots \ m^{-0.5})^T$, де m – це кількість ознак, а T позначає транспонування, було використано як математичну модель фактора ізометричного розміру [16, 30].

Для кількісної оцінки масштабів та темпів дивергенції було використано лише екземпляри, в котрих вдалося поміряти всі 17 ознак: 156 екз. *S. tauricus*, 86 екз. *S. sylvaticus*, 81 екз. *S. witherbyi*,

107 екз. *S. uralensis* (загалом 430 екземплярів, переважно дорослі особини).

У дослідженні прийнято (відповідно до філогенетичної реконструкції, запропонованої Ж. Р. Мішо зі співавторами [23]), що дивергенція предків *S. tauricus* та *S. uralensis* відбулася 2,6 млн років тому, а дивергенція предків *S. sylvaticus*, предків *S. witherbyi* та спільних предків *S. tauricus* і *S. uralensis* – 3,5 млн років тому. Прийнято, що тривалість покоління в мишей дорівнює в середньому одному року. Тривалість дивергенції для кожної пари видів було оцінено як подвоєну кількість поколінь з моменту відокремлення двох видів від спільного предка [21].

Як оцінку масштабу дивергенції ми застосували для кожної пари видів квадрат дистанції Махаланобіса, а як оцінку темпу дивергенції – відношення квадрату дистанції Махаланобіса до тривалості дивергенції [20]. Вибіркова оцінка дистанції Махаланобіса має тенденцію до зсуву в бік збільшення міжгрупової відстані, особливо, якщо обсяги вибірки малі та/або нерівні [1]. Тому, щоб зменшити ризик одержання зсунутих значень, значення дистанції Махаланобіса були розраховані на основі об'єднаної матриці внутрішньогрупових дисперсій і коваріацій для всіх досліджених видів.

Якщо D – оцінка темпу дивергенції, m – кількість ознак і $10^{-4} \leq \frac{D}{m} \leq 10^{-2}$, то можна припускати, що дивергенцію спричинено випадковими процесами; у протилежному випадку припускаємо дію спрямованих процесів, що прискорюють ($\frac{D}{m} > 10^{-2}$) або уповільнюють

($\frac{D}{m} < 10^{-4}$) дивергенцію [9]. Ця інтерпретація

ґрунтується на кількісно-генетичній теорії динаміки комплексів скорельованих ознак [17]. Співвідношення між оцінкою темпу дивергенції та часовим інтервалом, на якому тривала дивергенція, було проаналізовано загалом відповідно до методики, описаної в статті [9]. Як тестову статистику було застосовано коефіцієнт кореляції Пірсона (r), рівні значущості (p) було одержано за допомогою перестановочного тесту. У кожному аналізі застосовано набір з 10^5 комбінацій: початкова матриця попарних дистанцій і 99999 матриць із перестановками рядків і колонок. Імовірності перестановок розраховано з урахуванням філогенії групи [18, 13].

Розрахунки проведено за допомогою системи R-2.12.2 [28]. Також використано програми зі статистичних пакетів APE [26] та gdata [31] і програму „EVO_973_sm_PhyloMantel.R” [13]. Для оцінки дистанції Махаланобіса було застосовано алгоритм, описаний І. Стюартом [27].

Результати

Дистанції Махаланобіса та оцінки темпів дивергенції, одержані для пар видів лісових мишей (табл. 1) загалом відповідають припу-

щенню, що досліджена група видів перебуває в стані стазису. Можна припускати, що дивергенцію досліджених видів було уповільнено дією стабілізуючого добору.

Таблиця 1. Тривалості дивергенції, квадрати дистанції Махаланобіса й темпи дивергенції, оцінені для пар видів лісових мишей

Пара видів	Тривалість дивергенції (покоління)	Початкові дані		Показники форми	
		Квадрат дистанції Махаланобіса	Темп дивергенції	Квадрат дистанції Махаланобіса	Темп дивергенції
<i>S. uralensis</i> – <i>S. witherbyi</i>	$7,0 \cdot 10^6$	6,69	$9,56 \cdot 10^{-7}$	5,99	$8,56 \cdot 10^{-7}$
<i>S. uralensis</i> – <i>S. sylvaticus</i>	$7,0 \cdot 10^6$	21,50	$3,07 \cdot 10^{-6}$	14,78	$2,12 \cdot 10^{-6}$
<i>S. uralensis</i> – <i>S. tauricus</i>	$5,2 \cdot 10^6$	68,06	$1,31 \cdot 10^{-5}$	25,32	$4,87 \cdot 10^{-6}$
<i>S. witherbyi</i> – <i>S. sylvaticus</i>	$7,0 \cdot 10^6$	17,45	$2,49 \cdot 10^{-6}$	14,37	$2,05 \cdot 10^{-6}$
<i>S. witherbyi</i> – <i>S. tauricus</i>	$7,0 \cdot 10^6$	51,91	$7,42 \cdot 10^{-6}$	19,41	$2,77 \cdot 10^{-6}$
<i>S. sylvaticus</i> – <i>S. tauricus</i>	$7,0 \cdot 10^6$	29,96	$4,28 \cdot 10^{-6}$	14,38	$2,05 \cdot 10^{-6}$

Водночас, попри близькі до -1 значення коефіцієнту кореляції, вірогідної кореляції між тривалістю та швидкістю дивергенції не було виявлено ні для початкових даних ($r = -0,87$; $p = 0,16$), ні для показників форми ($r = -0,89$; $p = 0,16$). Відсутність такої кореляції може свідчити, теоретично кажучи, про домінування в еволюції досліджуваної групи видів не стазису, а випадкової дивергенції [9]. Якщо йдеться про лісових мишей, то близькі до -1 значення коефіцієнту кореляції є наслідком того, що два найближче споріднені види *S. tauricus* та *S. uralensis* є, водночас, найбільш відмінними за своїми розмірами, тоді як *S. sylvaticus* та *S. witherbyi*, що відокремилися раніше, займають проміжне положення. Уточнення одержаних оцінок можливе при залученні більшого числа видів. Також можна уточнити оцінки темпів дивергенції, зробивши корекцію на статевий диморфізм та вікові зміни лісових мишей. Розробка методів такої корекції в роботі з багатомірними даними може стати темою окремого дослідження.

Оцінки темпів дивергенції за початковими даними і за показниками форми досить тісно корелюють між собою ($r = 0,97$; $p = 0,04$). Очевидно, дивергенція лісових мишей відбувалася як за розміром, так і за формою черепа.

Обговорення

Виявлені в лісових мишей фауни України темпи дивергенції цілком сумісні з тим, що відомо про еволюцію інших груп ссавців порівнянного віку (див. вище). Зокрема, одержані оцінки цілком порівнянні з оцінками темпів дивергенції нічниць [8, 9] – групи ссавців приблизно такого ж філогенетичного віку, як досліджена група видів лісових мишей, але несхожої з нею за особливостями

життєдіяльності. У лісових мишей значно більша чисельність популяцій, швидша зміна поколінь, інша стратегія розмноження, істотні фізіологічні відмінності, інший спосіб життя. Втім, механізми збільшення розмірів тіла в еволюції нічниць та лісових мишей були, певно, досить схожими [2].

За палеонтологічними даними, сучасні лісові миші є доволі консервативною групою. Серед лісових мишей та споріднених груп, пов'язаних у своєму походженні з пізньоміоценовим *Progonomys* (близько 10 млн років тому), лінія, представлена сучасними *Sylvaemus*, мало змінилася за морфологією та способом життя, перебуваючи, очевидно, під впливом стабілізуючого добору [29]. Водночас паралельна лінія, представлена родом *Stephanomys*, зазнала значних морфологічних змін у зв'язку зі зміною адаптивної зони – переходом до живлення травою, а потім вимерла внаслідок кліматичних змін у плейстоцені [29]. Відомо, що предки сучасних видів *S. sylvaticus* та *S. tauricus* пережили льодовиковий період у рефугіях на півдні, а потім заселили територію Європи знов [25, 24, 14] так само, як і численні інші ссавці [див., напр., 6].

У багатьох лініях виявлені темпи еволюції були достатньо малими, щоб розглядати стабілізуючий добір як чинник, що найімовірніше домінував у їх еволюції, в той час як міжгрупові відмінності могли бути створені випадковим генетичним дрейфом або рушійним добром протягом незначної кількості поколінь. Рівень мінливості та можливості випадкової дивергенції за типовими структурами та ознаками зазвичай обмежено дією стабілізуючого добору [10, та інші автори]. Сучасні еволюційні лінії лісових мишей можна розглядати як приклад такої обмеженої еволюції.

Щоправда, аналіз співвідношення між тривалістю та швидкістю дивергенції не дозволяє відкинути припущення про визначальне значення в еволюції лісових мишей випадкової дивергенції,

а не стазису. Безперечно, для уточнення оцінок темпів дивергенції і висновків про характер

еволюційних перетворень у цій групі необхідні дані про більшу кількість видів.

Подяки

Ми вдячні за допомогу в виконанні цього дослідження М. А. Гхазалі та С. В. Межжеріну.

1. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
2. Дзеверин И. И., Лашкова Е. И. Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей, *Sylvaemus* (Rodentia) // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 3. – С. 258-272.
3. Лашкова Е. И. Морфометрическая изменчивость лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae), фауны Украины // Вестник зоологии. – 2003. – Т. 37, № 3. – С. 31-41.
4. Лашкова Е. И. Лесные мыши *Sylvaemus* (Muridae) фауны Украины: распространение, морфометрическая изменчивость и идентификация: дисс. ... кандидата биол. наук: 03.00.08. – К., 2003. – 243 с.
5. Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестник зоологии. – 1997. – № 4. – С. 29-41.
6. Berthier P., Excoffier L., Ruedi M. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // Proceedings of the Royal Society: Series B. – 2006. – V. 273. – P. 3101-3109.
7. Burnaby T. P. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances // Biometrics. – 1966. – V. 22, No. 1. – P. 96-110.
8. Dzeverin I. The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) // Journal of Mammalian Evolution. – 2008. – V. 15, No. 2. – P. 123-142.
9. Dzeverin I., Ghazali M. Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae) // Evolutionary Biology. – 2010. – V. 37, No. 2-3. – P. 100-112.
10. Estes S., Arnold S. J. Resolving the paradox of stasis: models with stabilizing selection explain evolutionary divergence on all timescales // The American Naturalist. – 2007. V. 169, No. 2. – P. 227-244.
11. Futuyma D. J. Evolutionary constraint and ecological consequences // Evolution. – 2010. – V. 64, No. 7. – P. 1865-1884.
12. Harmon L. J., Losos J. B., Davies T. J., et al. Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data // Evolution. – 2010. – V. 64, No. 8. – P. 2385-2396.
13. Harmon L. J., Glor R. E. Poor statistical performance of the Mantel test in phylogenetic comparative analyses // Evolution. – 2010. – V. 64, No. 7. – P. 2173-2178.
14. Hooper S. R., Gaschak S., Dunina-Barkovskaya Y., et al. New information for systematics, taxonomy, and phylogeography of the rodent genus *Apodemus* (*Sylvaemus*) in Ukraine // Journal of Mammalogy. – 2007. – V. 88, No. 2. – P. 330-342.
15. Hunt G. The relative importance of directional change, random walks, and stasis in the evolution of fossil lineages // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 2007. – V. 104, no. 47. – P. 18404-18408.
16. Jolicoeur P. The multivariate generalization of the allometry equation // Biometrics. – 1963. – V. 19, No. 3. – P. 497-499.
17. Lande R. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain : body size allometry // Evolution. – 1979. – V. 33, No. 1, part 2. – P. 402-416.
18. Lapointe F.-J., Garland T. A generalized permutation model for the analysis of cross-specific data // Journal of Classification. – 2001. – V. 18. – P. 109-127.
19. Lemos B., Marroig G., Cerqueira R. Evolutionary rates and stabilizing selection in large-bodied opossum skulls (Didelphimorphia: Didelphidae) // Journal of Zoology, London. – 2001. – V. 255, Part 2. – P. 181-189.
20. Lerman A. On rates of evolution of unit characters and character complexes // Evolution. – 1965. – V. 19, No. 1. – P. 16-25.
21. Lynch M. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation // The American Naturalist. – 1990. – V. 136, No. 6. – P. 727-741.
22. Macholán M. The mouse skull as a source of morphometric data for phylogeny inference // Zoologischer Anzeiger. – 2008. – V. 247. – P. 315-347.
23. Michaux J. R., Chevret P., Filippucci M.-G., Macholán M. Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers: cytochrome *b* and 12S rRNA // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2002. – V. 23. – P. 123-136.
24. Michaux J. R., Libois R., Paradis E., Filippucci M.-G. Phylogeographic history of the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – V. 32. – P. 788-798.
25. Michaux J. R., Magnanou E., Paradis E., et al. Mitochondrial phylogeography of the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region // Molecular Ecology. – 2003. – V. 12. – P. 685-697.
26. Paradis E., Claude J., Strimmer K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language // Bioinformatics. – 2004. – V. 20, No. 2. – P. 289-290.
27. Permutational MANOVA and Mahalanobis distances in R. – <http://stats.stackexchange.com/questions/20726/permutational-manova-and-mahalanobis-distances-in-r>
28. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. – Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2011. – version 2.12.2 – <http://www.R-project.org/>
29. Renaud S., Auffray J.-C., Michaux J. Conserved phenotypic variation patterns, evolution along lines of least resistance, and departure due to selection in fossil rodents // Evolution. – 2006. – V. 60, No. 8. – P. 1701-1717.
30. Rohlf F. J., Bookstein F. L. A comment on shearing as a method for "size correction" // Systematic Zoology. – 1987. – V. 36, No. 4. – P. 356-367.
31. Warnes G. R., with contributions from Bolker B., Gorjanc G., Grothendieck G., et al. gdata: Various programming tools for data manipulation. – R package version 2.8.2. – 2011. – <http://CRAN.R-project.org/package=gdata>.

Отримано: 11 січня 2012 р.

Прийнято до друку: 12 листопада 2012 р.