

ОТДАЛЕННЫЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ АККЛИМАТИЗАЦИИ ОНДАТРЫ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2014 г. А. Г. Васильев, академик В. Н. Большаков, Н. В. Синева

Поступило 07.11.2013 г.

DOI: 10.7868/S0869565214100272

Акклиматизация инвазивных видов — одна из наиболее актуальных проблем общей биологии [1–3]. В этой связи важным становится эволюционно-экологическое изучение отдаленных последствий акклиматизации модельных видов, включая оценку скоростей и направлений их морфогенетических перестроек.

Акклиматизация представляет собой формирование адаптации видов-интродуцентов к новой ценотической обстановке [4], связанное с их морфогенетическими изменениями, с одной стороны, и процессами перестроек видовых компонентов аборигенных сообществ, обусловленными инвазией чужеродных видов, с другой.

Адекватной моделью для изучения этих фундаментальных процессов становления адаптации вида к новой абиотической и биотической среде обитания может служить акклиматизация ондатры (*Ondatra zibethicus* L.) в Евразии. Процесс акклиматизации ондатры можно рассматривать в качестве аналога географического формообразования и по морфогенетическому изменению популяций судить в первом приближении о скорости и эффективности начальных этапов микроэволюции [4].

Целью данного исследования было изучение отдаленных морфологических последствий акклиматизации ондатры в Западной Сибири, основанное на применении методов геометрической морфометрии — ГМ [5–7]. В ряде работ была показана эффективность применения этих методов при выявлении специфики протекания морфогенетических процессов у разных видов и внутривидовых групп [6–8].

Акклиматизация ондатры в Западной Сибири началась в 1929 г. после выпуска в бассейне р. Демьянка первой партии зверьков из северной канадской популяции [3, 9]. Затем ондатра искусственно и естественно расселялась на озера Кур-

ганской и позже на север Тюменской областей. К концу XX в. вплоть до настоящего времени произошло повсеместное снижение численности вида и его переход в так называемую третью, или “популяционную” фазу акклиматизации [10], которую нам представляется правильнее назвать “популяционно-ценотической”.

Сравнение южных и северных ондатр по морфофизиологическим признакам на первых этапах акклиматизации в 50-х годах XX в., проведенное В.С. Смирновым и С.С. Шварцем [9], не выявило их популяционных особенностей. Однако позднее на том же материале между северными и южными популяциями нами были обнаружены существенные различия по морфометрическим и неметрическим признакам черепа, которые сохранялись до конца XX в. [3, 4]. Применение методов ГМ, дающих возможность строго разделить изменчивость формы и размеров, позволяет нам впервые оценить морфогенетическую составляющую изменчивости ондатры при ее акклиматизации на юге и севере, выявить степень изменения размеров и формы, а также визуализировать основные морфогенетические преобразования.

Материалом послужили однородные в возрастном отношении аллохронные выборки ондатры из Курганской области и полуострова Ямал, собранные на начальном (в 1954 и 1955 годах, соответственно — 35 и 59 экз.) и позднем (в 1979–1980 и 1989 годах — 29 и 42 экз.) этапах акклиматизации вида. Изучали изменчивость размеров и формы нижней челюсти как одного из важных в экологическом отношении органов, непосредственно связанных с функцией питания и ценотической ролью животных. Оцифровку полученных при разрешении 1200 dpi электронных фотографий правых ветвей нижней челюсти с лингвальной стороны провели с помощью программ TPS [11, 12]. Для характеристики изменчивости формы использовали конфигурацию 16 меток-ландмарков (рис. 1). Оценку изменчивости общих размеров челюстей провели по размерам центроида (CS), представляющего собой квадратный корень из суммы квадратов расстояний от

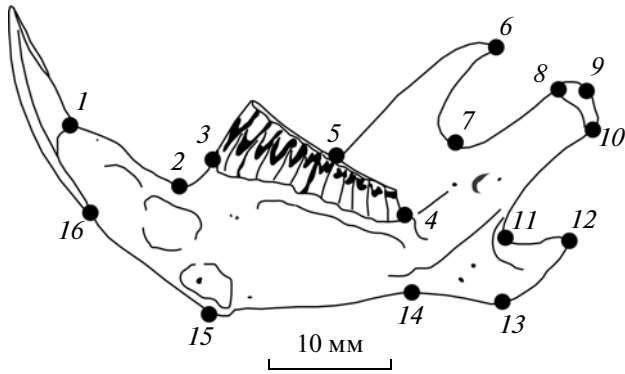


Рис. 1. Размещение 16 меток-ландмарков (1–16) на лингвальной стороне нижнечелюстной ветви ондатры.

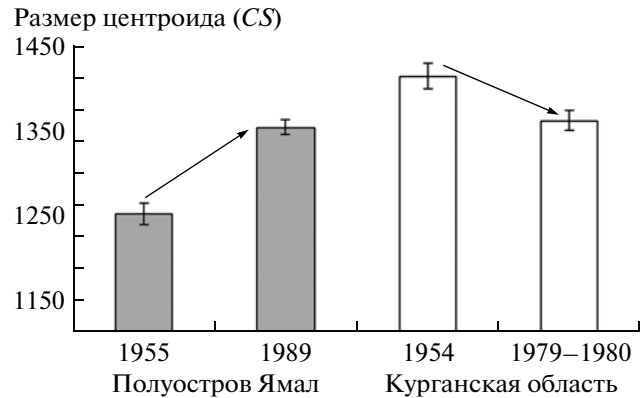


Рис. 2. Сравнение размера центроида (CS), характеризующего общие размеры нижней челюсти, у аллохронных выборок ондатры в ямальской (1955 и 1989 годы) и курганской (1954 и 1979–1980 гг.) популяциях; $M \pm m$.

центра изображения до каждой из меток [5]. Предварительный анализ не выявил существенных половых различий, что позволило использовать объединенные по полу выборки.

Сравнение аллохронных выборок ондатры из северной и южной популяций показывает, что на первом этапе акклиматизации, уже после 10–12 первых поколений обе группировки различались по размерам нижней челюсти (рис. 2). В северной ямальской популяции зверьки имели достоверно меньшие размеры нижней челюсти по сравнению с представителями южной курганской. Однако к концу XX века через 40–50 лет после начала акклиматизации размеры нижней челюсти (пропорциональные величине CS) в выборках из этих популяций стали практически одинаковыми.

В результате канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы, установлено, что в северных и южных популяциях ондатры форма нижней челюсти различалась и на начальном этапе акклиматизации и в конце XX века (рис. 3). Межгрупповые различия вдоль первых двух канонических осей статистически достоверны и характеризуют 87.8% межгрупповой изменчивости. Вдоль первой канонической переменной $CV1$ наблюдается наибольшая трансформация челюсти в обеих популяциях, которая отражает проявление хронографической изменчивости и составляет 58.8% межгрупповой дисперсии. Размах морфогенетических перестроек аллохронных выборок северной группировки оказался выше, чем у южной, что можно связать со спецификой северных биоценозов и более суровыми условиями обитания ондатры в лесотундре Ямала. Хронографические изменения связаны с уменьшением высоты нижней челюсти, удлинением ее резцовой части, укорочением углового и сочленовного отростков.

Вдоль второй оси $CV2$ проявилась морфогенетическая специфика северных и южных популяций, сохраняющаяся на разных этапах акклима-

тизации и характеризующая географическую изменчивость. На эту переменную приходится 29.0% межгрупповой дисперсии, т.е. в два раза меньше, чем вдоль $CV1$. Географическая изменчивость проявилась как резкое укрупнение у северных ондатр резцовой части и тела нижней челюсти при относительном удлинении зубного ряда и укорочении венечного, углового и сочленовного отростков, что отражает приспособление к питанию северных зверьков механически более грубыми кормами [3]. Челюсть южных зверьков грацильнее и имеет противоположные черты (рис. 3).

Вдоль третьей оси $CV3$ проявилось взаимодействие факторов “этап акклиматизации” и “ланд-



Рис. 3. Результаты канонического анализа формы нижней челюсти у аллохронных выборок ондатры на разных этапах акклиматизации в ямальской (1 – 1955 г., 2 – 1989 г.) и курганской (3 – 1954 г., 4 – 1979–1980 гг.) популяциях (теневые проекции конфигурации нижней челюсти отражают ее наибольшие изменения вдоль канонических осей).

шафтно-климатические различия”, которое оказалось небольшим по величине межгрупповой дисперсии (12.2%) и статистически незначимым.

Таким образом, за полувековой срок акклиматизации ондатры в Западной Сибири в ее вновь сформировавшихся северной и южной популяциях выявлены существенные морфогенетические изменения. Поскольку хронографические изменения почти однонаправлены, они указывают на сходное направление адаптивных перестроек морфогенеза на севере и на юге. Исходно возникший размах морфологических различий между северной и южной популяциями сохранился, хотя сама форма нижней челюсти у их представителей изменилась. Поэтому проявившиеся через полвека параллельные хронографические перестройки морфогенеза в обеих популяциях можно связать лишь с постепенным встраиванием ондатры в новые биоценозы.

Полученные результаты указывают на высокий потенциал вида в отношении быстрых морфогенетических преобразований, что определяет успех акклиматизации ондатры в большинстве природных зон Евразии. Выявленные отдаленные морфологические последствия акклиматизации могут служить примером быстрой направленной микроэволюционной перестройки морфогенеза популяций акклиматизируемого вида в новых ценологических условиях. Поэтому в случаях неконтролируемой акклиматизации инвазивных видов, по крайней мере, у некоторых из них следует ожидать осуществления быстрых адаптивных перестроек морфогенеза в исторических, а не геологических масштабах времени.

Авторы благодарят Ю.М. Малафеева и Зоологический музей ИЭРиЖ УрО РАН за предоставленные для работы коллекционные материалы.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ (НШ-2840.2014.4), гранта РФФИ (11-04-00720), программы Президиума РАН “Живая природа” (12-П-4-1048), а также программы фундаментальных исследований УрО РАН (12-С-4-1031).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлов Д.С., Букварева Е.Н. // Вестн. РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.
2. Strayе D.L. // Ecol. Lett. 2012. V. 15. P. 1199–1210.
3. Ондатра: Морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. 542 с.
4. Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валаева Е.А. // Экология. 1999. № 6. С. 433–441.
5. Rohlf F.J., Slice D. // Syst. Zool. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
6. 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.
7. Klingenberg C.P. // Mol. Ecol. Resources. 2011. V. 11. P. 353–357.
8. Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D., et al. // Evolut. and Develop. 2006. V. 8. № 1. P. 46–60.
9. Смирнов В.С., Шварц С.С. Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959. С. 91–137.
10. Чесноков Н.И. // Экология. 1976. № 6. С. 63–70.
11. Rohlf F.J. tpsUtil. Vers. 1.54. Department of Ecology and Evolution; State University of New York; Stony Brook, 2012 (program) [http:// life.bio.sunysb.edu. morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)
12. Rohlf F.J. tpsDig. Vers. 2.17. Department of Ecology and Evolution; State University of New York; Stony Brook, 2013 (program) [http:// life.bio.sunysb.edu. morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)