

На правах рукописи

СИНЕВА Наталия Викторовна

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И ВНУТРИВИДОВАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ
(*ELLOBIUS TALPINUS* PALL.)
НА ЮЖНОМ УРАЛЕ И В ПРИУРАЛЬЕ**

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2007

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель – доктор биологических наук
Васильев Алексей Геннадьевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент
Оленев Григорий Валентинович

кандидат биологических наук, доцент
Марвин Александр Михайлович

Ведущая организация – Институт систематики и экологии животных СО РАН

Защита состоится «___» марта 2007 г. в ___ часов на заседании Диссертационного
совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адре-
су: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202;

факс: (343)2608256;

сайт Института: www.ipae.uran.ru/dissovet/index.html

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и
животных УрО РАН.

Автореферат разослан «___» февраля 2007 г.

Ученый секретарь Диссертационного совета
доктор биологических наук

Нифонтова М.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Проблема изучения популяционной структуры вида (Шварц, 1967, 1980; Майр, 1968, 1974; Глотов, 1975, 1983; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Яблоков и др., 1981; Северцов, 1990), связанная с оценкой соотношения географической, хронографической и биотопической форм изменчивости (Яблоков, 1966; Новоженев и др., 1973; Новоженев, 1982; Васильев и др., 2000), а также изучением морфологических и экологических особенностей локальных популяций, обитающих в контрастных условиях среды (Большаков, 1972; Ивантер, 1975; Жигальский, Бернштейн, 1986; Васильев и др. 2004), является одной из наиболее актуальных проблем эволюционной экологии (Шварц, 1980).

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.) характеризуется широким спектром внутривидовой изменчивости, а также имеет довольно широкий ареал и обитает в контрастных ландшафтно-экологических условиях, что делает ее адекватным модельным объектом для эволюционно-экологических исследований в русле решения данной проблемы. Особенности подземного образа жизни и низкая миграционная способность слепушонки обуславливают формирование изолированных поселений, большинство из которых могут считаться разными популяциями. В последние годы появилось много работ по изучению популяционных характеристик слепушонки (Большаков и др., 1991; Евдокимов, Позмогова, 1992, 1998; Евдокимов, 2001; Гилева и др., 2003 и др.), но, несмотря на это, экология, внутривидовая изменчивость и популяционная структура вида остаются мало изученными.

Цель работы – изучить внутривидовую изменчивость и популяционную структуру обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) на Южном Урале и в Приуралья, опираясь на популяционно-экологические, сравнительно-морфологические, фенетические подходы и методы геометрической морфометрии.

Задачи исследования:

1. Изучить внутривидовую изменчивость окраски меха обыкновенной слепушонки и провести многомерный колориметрический анализ изменчивости окраски в полиморфных и мономорфных популяциях.

2. Изучить отдаленные последствия экспериментального переселения зверьков бурой морфы из южной оренбургской популяции на северную границу ареала в Челябинскую область в популяцию меланистов, проявляющиеся в изменчивости колори-

метрических, морфофизиологических, краниологических показателей и фенотипических пороговых признаков, и оценить устойчивость этих систем признаков обыкновенной слепушонки.

3. Провести фенетический анализ популяционной структуры обыкновенной слепушонки на Южном Урале и прилегающих территориях по комплексу неметрических признаков черепа.

4. Соотнести масштабы различных форм изменчивости и выявить их относительный вклад в становление внутривидовой дифференциации и формирование популяционной организации *Ellobius talpinus* на территории Южного Урала и Приуралья с использованием морфометрических и фенетических подходов, а также методов геометрической морфометрии.

5. Оценить возможность использования обыкновенной слепушонки в качестве тест-объекта при проведении фенотипического мониторинга популяций, обитающих в зонах с разной степенью радиационной нагрузки.

Научная новизна и теоретическое значение. Впервые проведено комплексное изучение популяционно-экологических и эколого-морфологических характеристик обыкновенной слепушонки на значительной части ареала: от Поволжья до Западной Сибири. Впервые для слепушонки на материалах из музейных коллекций ИЭРиЖ УрО РАН и собственных сборов на Южном Урале и в Приуралье составлен каталог 56 фенотипических признаков черепа. Проведен многомерный фенетический анализ и выявлена высокая степень эпигенетической дифференциации наиболее географически удаленной группировки из национального парка "Самарская Лука", приближающейся к уровню подвидового обособления. Показана высокая эффективность применения методов геометрической морфометрии для выявления направлений микро- и макроэволюционных процессов при адаптации грызунов к роющему образу жизни и установлена специфика эволюционных изменений формы черепа и нижней челюсти у слепышей, цокоров, гоферов и слепушонок. Впервые продемонстрирована возможность использования обыкновенной слепушонки для целей популяционного фенотипического мониторинга в зонах с разной степенью радиационного воздействия.

Практическая ценность работы заключается в возможности дальнейшего использования фенотипических пороговых признаков черепа и изменчивости их

композиций для оценки устойчивости популяционной структуры вида, анализа био-разнообразия на популяционном уровне и проведения фенотипического мониторинга природных популяций обыкновенной слепушонки в зонах с разной степенью радиационной нагрузки.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Географическая изменчивость окраски меха обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) на Южном Урале проявляется в различном сочетании окрасочных морф в популяциях и достоверном параллельном потемнении меха у зверьков бурой и черной морф с юго-запада на северо-восток. Окраска меха слабо модифицируется и в значительной степени генетически детерминирована. Морфофизиологические и кра-ниометрические показатели при воздействии различных условий модифицируются в большей степени, однако популяционная специфика проявления фенотипических признаков черепа устойчиво сохраняется и позволяет выявить популяционную структуру вида в регионе.
2. Фенетическая реконструкция популяционной структуры вида показала, что заселе-ние слепушонкой Южного Урала происходило с юга на север и на запад, сопровожда-ясь увеличением доли зверьков-меланистов (до 100% на северной границе ареала). Отклонение от пропорциональности между географическими и экологическими дис-танциями при соотнесении их с морфометрическими указывает на относительно большую роль исторических причин по сравнению с ландшафтно-экологическими при становлении популяционной структуры обыкновенной слепушонки в южно-уральском регионе.
3. Параллелизм макро- и микроэволюционных преобразований формы осевого черепа обыкновенной слепушонки, выявленный методами геометрической морфометрии, проявляется в усилении прогнатизма верхних резцов, как при внутривидовой диффе-ренциации популяций, так и при эволюционной дивергенции рода *Ellobius*. Устано-влена специфика эволюционных изменений формы черепа и нижней челюсти у сле-пышей, цокоров, гоферов и слепушонок в связи с разными путями их адаптации к подземному образу жизни.
4. Продемонстрирована возможность использования обыкновенной слепушонки как модельного вида для целей популяционного фенотипического мониторинга в зонах с разной степенью радиационного воздействия.

Апробация работы. Основные результаты исследований доложены и обсуждены на Всероссийских конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург, 2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2006), VIII молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2001), V, VI и VIII Всероссийских популяционных семинарах (Казань, 2001; Нижний Тагил, 2002 и Нижний Новгород, 2005, соответственно), международных конференциях: «Экологические проблемы горных территорий» (Екатеринбург, 2002), «Rodens & Spatium» (Бельгия, 2002), «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 2006) и «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006); VII съезде Всесоюзного Териологического общества (Москва, 2003), IV Европейском териологическом конгрессе (Чехия, 2003), Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2004).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 22 работы.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав и списка литературы. Работа изложена на 160 страницах, содержит 13 таблиц, 40 рисунков. Список литературы включает 275 работ, в том числе 52 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении сформулированы основная проблема, актуальность работы, ее новизна и значимость, излагаются цели, задачи исследования и основные защищаемые положения.

Глава 1. Проблемы изучения внутривидовой изменчивости, популяционной структуры и экологии обыкновенной слепушонки

1.1. Общие аспекты изучения популяционной организации и внутривидовой изменчивости. Проанализирована литература, посвященная различным аспектам изучения популяционной структуры вида (Наумов, 1967; Шварц, 1969; Hanskii, 1999 и др.) и внутривидовой фенотипической изменчивости (Филипченко, 1923; Dobzhansky, 1933; Шварц, 1963; Яблоков, 1966; Тимофеев-Ресовский, Свирижев, 1966; Береговой, 1971, 1978; Новоженков, 1978, 1982, 1997; Хохуткин, 1997; Реализация морфологиче-

ского разнообразия..., 2003; Васильев, 2005 и др.), включая изучение экологии, биологии и адаптации грызунов, ведущих подземный образ жизни.

1.2. Особенности биологии и экологии обыкновенной слепушонки. В разделе дан краткий обзор исследований по биологии и экологии обыкновенной слепушонки как роющей формы (Угрюмый, 1934; Мекленбурцев, 1937; Оболенский, 1945; Новиков, 1949; Виноградов, Громов, 1952; Голов, 1954; Банников, 1954; Давыдов, 1957; Раков, 1959; Слостенина, 1959, Бобринский и др., 1965; Соколов, 1977; Формозов, 1976; Слудский, 1978; Громов, Ербаева, 1995; Евдокимов, Позмогова, 1993; Евдокимов, 1997, 2001, 2003 и др.). На основе анализа имеющихся публикаций оценены пути изучения внутривидовой дифференциации и популяционной структуры вида на Южном Урале и в Приуралье.

Глава 2. Материалы и методы

Исследования проводили на территории Южного Урала, Предуралья и Зауралья. Сбор материала осуществлялся автором совместно с к.б.н. Н.Г. Евдокимовым в ходе полевых работ в период с 1998 по 2006 гг. в Челябинской, Курганской, Омской, Оренбургской, Самарской областях и в Башкортостане. Животных отлавливали с помощью спиральной ловушки-живоловки, модернизированной Н.Г. Евдокимовым. Использовали также коллекцию черепов обыкновенной слепушонки ИЭРиЖ УрО РАН, любезно предоставленную нам Н.Г. Евдокимовым и В.П. Позмоговой. Всего исследованиями охвачено 25 точек Южного Урала и Приуралья. Объем изученного материала составил 1144 экз. черепов и более 500 экз. шкурок обыкновенной слепушонки.

Для оценки устойчивости окраски меха, морфофизиологических и краниометрических показателей, а также частот встречаемости фенотипических признаков черепа обыкновенной слепушонки провели природный эксперимент по переселению бурых животных из южной мономорфной оренбургской популяции на северную границу ареала вида в Челябинскую область, где обитают только зверьки-меланисты. Переселили 3 семьи бурых зверьков, общей численностью 42 особи, за которыми вели наблюдения методом СМР (отлова, мечения и повторного отлова) в течение трех лет (2003-2005 гг.). Осенью 2005 года были взяты 3 выборки: 48 животных из популяции основателей (Кувандыкский район Оренбургской области), 20 местных животных черной окраски (Кунашакский район Челябинской области) и 15 особей различной окраски из потомства интродуцированных в Челябинскую область слепушонок.

Окраску шкурок оценивали визуально по 10 зонам: голова, затылок, спина, огузок, бока со спинной и брюшной сторон, горло и брюхо. Цвет волос ранжировали от абсолютно черного до светлого палевого: 1 – черные; 2 – черные с бурыми кончиками; 3 – темно-бурые; 4 – коричневые; 5 – серо-бурые; 6 – бурые; 7 – охристые; 8 – серо-палевые; 9 – палевые.

Колориметрический анализ шкурок проводили с помощью универсального фотометра МФ-58 (Покровский и др., 1962). Изучили 76 шкурок трех окрасочных морф обыкновенной слепушонки (черной, бурой и переходной) из Челябинской (1983, 1985, 1987 гг.), Курганской (1981, 1982, 1984 гг.) и Оренбургской (1983) областей. С каждой шкурки снимали по три измерения в красном, зеленом и синем фильтрах отдельно для спины и брюха. Это позволило оценить четыре показателя: белизну и оттенок спины, белизну и оттенок брюха.

В работе использованы стандартные промеры тела и черепа (всего 18), черепные и интерьерные (морфофизиологические) индексы (15). При определении возраста животных использовали методику измерения длины корней правого M_1 (Евдокимов, 1997).

Изменчивость формы черепа обыкновенной слепушонки и некоторых видов грызунов исследовали методами геометрической морфометрии. При этом анализировали оцифрованные изображения черепов и нижних челюстей 176 экз. обыкновенной слепушонки (по 40 и 19 меткам (landmarks) соответственно) и рисунки черепов и нижних челюстей 30 видов грызунов с различной степенью специализации к роющему образу жизни (по 27 и 20 меткам соответственно). Оцифровку изображений проводили с помощью планшетного сканера HP ScanJet 4470c с разрешением 600 dpi.

Фенетический анализ проводили по 56 фенам неметрических пороговых признаков черепа и нижней челюсти. Частоты подсчитывали относительно числа изученных сторон черепа для 9 популяций, включая экспериментальных животных. Заранее выбраковывали признаки, связанные с возрастом, полом, друг с другом и размерами. Расчет фенетических MMD-дистанций проводили по Хартману (Hartman, 1980).

Для оценки экологического своеобразия точек отлова, между ними вычислили экологические дистанции с помощью формулы Говера (Дэвис, 1990). Величина попарных экологических дистанций ED рассчитывается как сумма абсолютных значений разности между i -м и j -м объектами для переменной с номером k , деленной на

размах этой переменной k . Для оценки экологической специфики точек сбора использовали 33 показателя: данные о высоте над уровнем моря, величине осадков за год, температуре почвы и воздуха в разное время года, уровне снежного покрова, долях преобладающих типов растительности и почвы и т.д. (Климатический атлас СССР, 1960; Климатологический справочник..., 1954).

При статистической обработке материала использовали методы параметрической и непараметрической статистики, в том числе непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа – тест Краскела-Уоллиса, а также методы многомерного статистического анализа (дискриминантный, кластерный, факторный анализ, метод главных компонент и многомерное неметрическое шкалирование) и методы геометрической морфометрии (Rohlf, 1990; Bookstein, 1991; Павлинов, Микешина, 2001 и др.). В работе использовали пакеты прикладных программ: Statistica 5.5, PAST 1.34 (Hammer et al., 2005), PHEN 3.0 (Васильев, 1995), NTSYS 2.02c (Rohlf, 1998), TPS (Rohlf, 1997, 1998, 2001), APS 2.41 (Penin, 2001).

Глава 3. Внутривидовая изменчивость колориметрических признаков обыкновенной слепушонки

Окраска меха обыкновенной слепушонки варьирует от светлой, желтовато-охристой в южной части ареала до абсолютно черной на северной границе распространения. Выделяют три морфы по окраске: бурую, переходную (чепрачную) и черную (Евдокимов, 2001; Синева, Евдокимов, 2001). Изучая внутривидовую изменчивость окраски меха, можно оценить гетерогенность природных популяций (Чепраков и др., 2005).

В данном разделе на основе анализа собственного материала и коллекций Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН составлена карта распространения и соотношения животных разных окрасочных морф в популяциях обыкновенной слепушонки (Евдокимов, Синева, 2006а). Показано, что на юге ареала наблюдается отчетливое преобладание бурых животных, тогда как на севере доминируют меланисты. В географически промежуточных популяциях присутствуют животные трех окрасочных морф в разном соотношении. Например, популяции Казахстана и Оренбургской области состоят из животных бурой окраски. Интересно, что в восточных популяциях Саргатского и Москаленского районов Омской области также встречены только бурые зверьки (всего отловлено 134 экз.). В промежуточных полиморфных популяциях

в направлении с юга на север уменьшается средний процент животных с бурой окраской меха, но увеличивается доля меланистов (она достигает 100 % на северной границе ареала).

При детальном изучении внутривидовой изменчивости окраски меха обнаружены достоверные межпопуляционные различия между животными одноименных окрасочных морф в южных и северных популяциях слепушонки. Сравнение черных зверьков из курганской и челябинской популяций выявило достоверные межпопуляционные различия по показателю белизны спины. Окраска спины курганских меланистов более светлая, чем у челябинских. Брюхо более северных курганских бурых слепушонок оказалось достоверно более темным по сравнению с бурыми животными южной оренбургской популяции.

Межпопуляционные различия окрасочных морф проанализировали с помощью дискриминантного анализа колориметрических показателей оттенка и белизны спины и брюха (рис. 1).

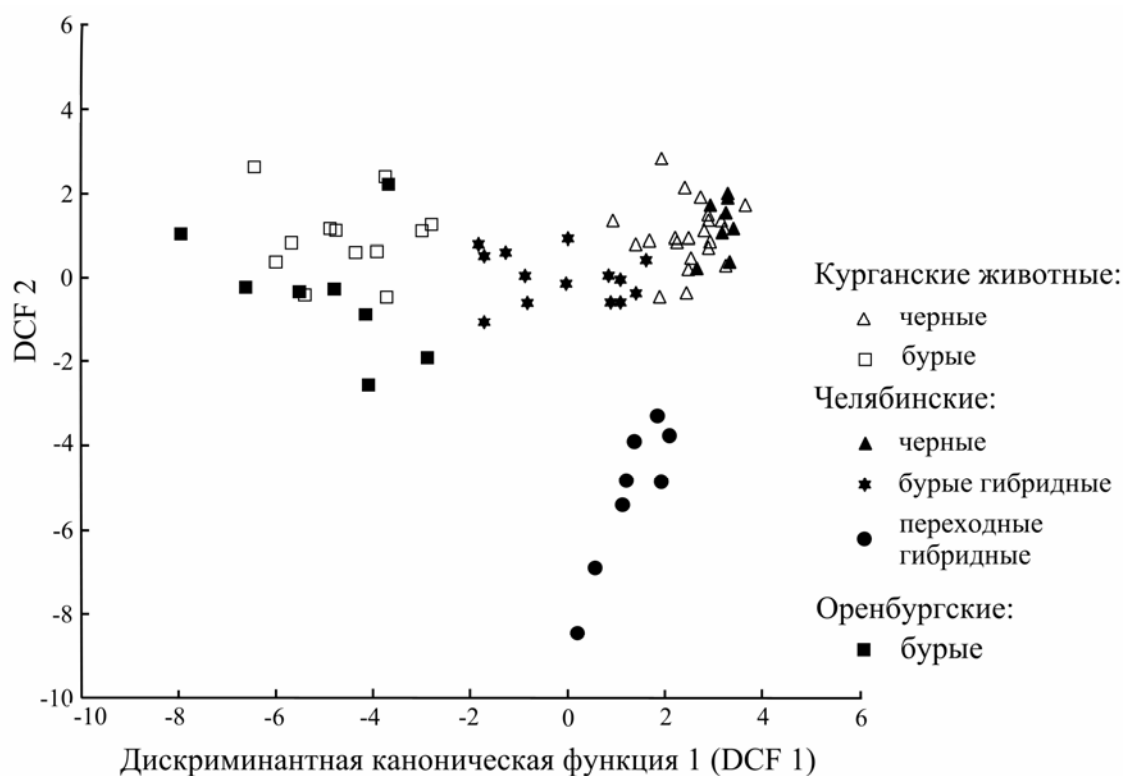


Рис. 1. Результаты дискриминантного анализа колориметрических признаков (оттенка и белизны спины и брюха) зверьков трех окрасочных морф из курганской, челябинской и оренбургской популяций обыкновенной слепушонки

Вдоль первой дискриминантной оси наблюдаются различия между зверьками бурой и черной окрасочных морф ($p < 0,001$), вдоль второй оси отражается специфика окраски животных переходной морфы ($p < 0,05$). Меланисты из курганской и челябинской популяций занимают на графике правое верхнее положение, а ординаты бурых зверьков курганской и оренбургской группировок размещены слева. Между группами черных и бурых зверьков расположены гибридные особи бурой окраски из челябинской популяции. Гибридные животные с переходной окраской меха (такого же происхождения, поскольку в челябинской популяции до завоза бурых оренбургских встречались исключительно черные зверьки) расположены на графике справа внизу. Таким образом, в зависимости от географического местоположения популяций одноименные окрасочные морфы оказываются светлее или темнее.

Анализ продолжительности жизни животных с разной окраской меха в мономорфных и полиморфных популяциях обыкновенной слепушонки по соотношению возрастных групп (Синева, 2004b) показал, что в полиморфных популяциях слепушонки зверьки доминирующей по численности морфы имеют не только относительно большую численность, но и большую продолжительность жизни по сравнению с животными сопутствующих морф. На юге (самарская и кувандыкская популяции) доминируют по численности и по продолжительности жизни бурые животные (5-6 лет против 1 года), а на севере (кунашакская и бурангуловская популяции) – черные зверьки (4-6 лет против 2 лет). Возможно, это обстоятельство и приводит к фиксации соответствующих окрасочных морф в южных и северных мономорфных популяциях.

Глава 4. Фенотипическая изменчивость обыкновенной слепушонки при экспериментальной внутривидовой интродукции

При работе с гетерогенными природными популяциями сложно определить, какая доля фенотипического разнообразия этих популяций обусловлена генетическими факторами, а какая – условиями среды обитания. Для решения этой задачи, мы провели природный эксперимент по переселению бурых зверьков из южной популяции обыкновенной слепушонки (Кувандыкский район Оренбургской обл.) в новые для них условия на северной границе ареала в Челябинской области, где обитают только зверьки-меланисты. Интродуценты были выпущены в норы, заранее освобожденные от семей аборигенов-меланистов. Поэтому бурая окраска зверьков на новом месте обитания является надежной меткой их популяционной принадлежности.

Стабильное размножение животных, устойчивое сохранение состава семей и поддержание численности интродуцированного поселения на относительно постоянном уровне свидетельствуют об успешном проведении эксперимента. Среди переселенцев анализ проводили только по сеголеткам. Половой диморфизм по морфофизиологическим признакам у сеголеток слепушонки выражен слабо и статистически не значим, поэтому во всех сравнениях животные обоих полов были объединены.

Многомерный анализ морфофизиологических и краниометрических признаков, а также исследование формы черепа методами геометрической морфометрии показали сходные, но не тождественные результаты. Дискриминантный анализ трех поселений по морфофизиологическим признакам выявил наибольшие различия между кувандыкскими основателями и местными кунашакскими животными вдоль первой дискриминантной канонической функции, которая характеризует 92,8% межгрупповой дисперсии ($p < 0,001$). Вдоль второй дискриминантной оси, на долю которой приходится только 7,2% межгрупповой дисперсии ($p < 0,01$), наблюдается своеобразие интродуцированного поселения. Обобщенное расстояние Махаланобиса между интродуцентами и их исходной кувандыкской популяцией оказалось больше ($D^2 = 18,77$), чем между интродуцентами и их нынешними соседями из кунашакской популяции (3,29). Поэтому по морфофизиологическим признакам интродуценты почти полностью уподобились зверькам аборигенной кунашакской популяции. Достоверные различия между ними обнаружены только по абсолютным и относительным размерам почки. У интродуцентов наблюдается наибольший индекс почек, что может свидетельствовать о некотором напряжении обмена на фоне более благополучного состояния остальных систем органов (Шварц и др., 1968).

Между животными родительской популяции и потомками интродуцентов возникли также различия по размерам и форме черепа. По промерам черепа интродуценты оказались ближе к местным кунашакским животным, а не к основателям из кувандыкской популяции. Зверьки из интродуцированной группы крупнее кувандыкских основателей по всем параметрам и приближаются к местным кунашакским животным, но различия между всеми тремя исследованными поселениями оказались велики и статистически значимы. Своеобразие размеров и пропорций черепа у потомков интродуцированных зверьков сохраняется в новых условиях, поскольку их полигон изменчивости не перекрывается с таковым у местных кунашакских зверьков. Результа-

ты, полученные методами геометрической морфометрии, выявили своеобразие группы интродуцентов еще отчетливее. При дискриминантном анализе формы черепа (по относительным деформациям – *relative warps*) наибольшие различия наблюдаются между географически удаленными популяциями: северной кунашакской и южной кувандыкской. Ординаты выборки интродуцентов при этом занимают промежуточное положение, а их полигон изменчивости не перекрывается с таковыми у северных и южных аборигенов. Таким образом, при переселении форма черепа интродуцированных животных изменилась в сторону местных кунашакских зверьков, обитающих в сходных климатических условиях, но не совпадает с ними. Это, по-видимому, можно объяснить тем, что конституциональные особенности животных наследственно закреплены, хотя и корректируются (модифицируются) условиями существования.

Анализ окраски шкурок показал, что при сравнении потомков интродуцированных слепушонок с представителями из популяций основателей и аборигенов обнаруживается лишь слабая модификация окраски меха. Окраска становится чуть более темной, но не черной, как у местных кунашакских животных. Голова и спина менее подвержены модификационной изменчивости, чем брюшная сторона тела и бока. В целом по окраске меха интродуценты меньше отличаются от представителей кувандыкской популяции основателей, чем от местных кунашакских животных. Таким образом, окраска этих животных устойчиво воспроизводит исходный диапазон родительской популяции, то есть в значительной степени генетически детерминирована.

Фенетический анализ, проведенный по 23 фенам неметрических пороговых признаков черепа (исключены все признаки, связанные с размерами и полом зверьков), показал, что наибольшие фенетические дистанции наблюдаются между географически удаленными популяциями: южной кувандыкской и северной кунашакской (табл.). Фенетическая дистанция между интродуцентами и основателями оказалась мала и статистически незначима, а между интродуцентами и местными слепушонками велика, статистически значима и достигает уровня межпопуляционных различий для грызунов (Berry, Jacobson, 1975; Васильев, 1984; Васильев и др., 2000). Обнаруженные различия между северной и южной популяциями обыкновенной слепушонки допускают генетическую интерпретацию, косвенно указывая на своеобразие этих группировок, а также на однородность исходной кувандыкской популяции и потомков интродуцированных зверьков.

Фенетические дистанции (MMD) между кувандыкскими основателями, интродуцентами и местными кунашакскими слепушонками (значения средних стандартных отклонений – MSD помещены в нижней треугольной матрице). * – дистанция статистически недостоверна.

Популяции	Кувандыкская	Интродуценты	Кунашакская
Кувандыкская		0,0082*	0,0937
Интродуценты	0,0185		0,0574
Кунашакская	0,0158	0,0185	

Популяционная специфика устойчиво сохраняется во времени, а модифицирующее влияние среды на проявление фенотипических признаков черепа существенно меньше, чем на краниометрические признаки. При вынужденном обитании интродуцентов в новых условиях обитания они в значительной степени сохранили эпигенетические особенности родительской кувандыкской популяции слепушонки. По этим характеристикам потомки интродуцентов остались похожими на представителей южной родительской популяции, то есть унаследовали их фенотипические черты. Таким образом, фенетический анализ частот встречаемости неметрических признаков позволяет в дальнейшем оценить уровень эпигенетической дифференциации природных популяций слепушонки на Южном Урале и приблизиться к выявлению популяционной структуры вида в регионе.

Глава 5. Географическая изменчивость обыкновенной слепушонки на Южном Урале и в Приуралье

Обыкновенная слепушонка образует многочисленные локальные поселения в горных и равнинных ландшафтах Южного Урала и Зауралья. Обнаружена линейная зависимость между географическими и "экологическими" дистанциями. Коэффициент корреляции составил $r = 0,70$ ($p < 0,05$). Следовательно, чем больше удалены точки друг от друга, тем больше выражено их экологическое своеобразие. При изучении географической и биотопической изменчивости популяций обыкновенной слепушонки установлено, что абсолютные и относительные (нормированные на степень удаленности, км) экологические дистанции между поселениями животных, занимающими горные и равнинные ландшафты оказываются существенно больше, чем в преде-

лах каждого из ландшафтов. С помощью метода многомерного неметрического шкалирования провели ординацию центроидов пяти выборок слепушонки, населяющих горные, предгорные и равнинные ландшафты по матрице экологических дистанций. По экологическим дистанциям различия между горной и равнинной группами популяций оказались значительно больше, чем между популяциями, занимающими северное и южное положение в пределах своего ландшафта.

Дискриминантный анализ горных, предгорной и равнинных групп популяций по морфометрическим признакам выявил наибольшие различия между равнинными и горными популяциями. Предгорная группировка занимает промежуточное положение вдоль первой дискриминантной функции и достоверно отличается от них вдоль второй оси. Обнаруженные хронографические различия между выборками животных 1999 и 2001 годов в куртамышской популяции существенно меньше, чем географические различия между горными и равнинными группировками и сопоставимы по уровню с межпопуляционными различиями в пределах того же самого ландшафта. Различия между выделенными тремя группировками весьма велики и статистически значимы. Зверьки горных популяций отличаются от равнинных животных большей абсолютной и относительной длиной хвоста, большей упитанностью, несколько укороченным черепом с увеличенной относительной высотой в области барабанных капсул и скуловой шириной. Кроме того, значимые различия наблюдаются по показателям прогнатизма нижних и верхних резцов (Синева, 2003b). Обыкновенная слепушонка роет грунт в основном резцами и прогнатизм резцов может влиять на эффективность процесса рытья. Оказалось, что зверьки горных популяций отличаются достоверно меньшим прогнатизмом верхних резцов, но одновременно большим прогнатизмом нижних резцов. Это, по-видимому, имеет адаптивный характер, так как субстрат для рытья в горах и на равнине существенно отличается.

Обнаружено отклонение от пропорциональности при соотнесении морфометрических дистанций с географическими и экологическими, которое косвенно указывает на относительно большую роль исторических причин по сравнению с ландшафтно-экологическими при становлении популяционной структуры вида в изученном регионе. Хронографическая изменчивость, будучи в значительной степени модификационной по своей природе, существенно меньше по своему размаху в сравнении с географическими различиями между горными и равнинными популяциями.

Кластерный анализ по преобразованным частотам фенов показал, что наиболее уникальной по фенооблику является заволжская самарская популяция из Национального природного парка «Самарская Лука» с правого берега реки Волги (рис. 2). Эта популяция резко отличается от всех изученных нами по многим признакам. Некоторое своеобразие проявляет и популяция, обитающая на Тоцком полигоне. Остальные выборки группируются по географически определенным блокам: выделяются оренбургские, курганские и челябинские популяции, включая выборки разных лет сборов. К курганским популяциям близки выборки из окрестностей г. Пласт и башкирской (бурангуловской) популяции, которые объединились в отдельный общий кластер. Таким образом, каждая популяция имеет собственный, отличный от других популяций, фенооблик, а структура кластера показывает их взаимное географическое расположение.

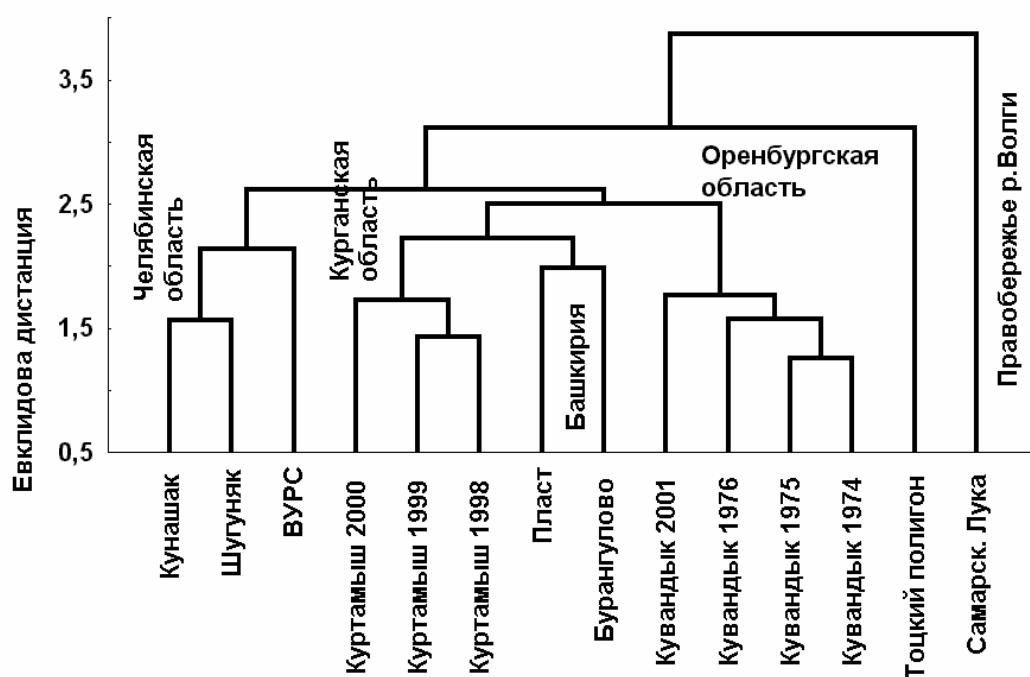


Рис. 2. Кластерный анализ популяционной структуры *Ellobius talpinus* Pall. в Поволжье, на Южном Урале и в Зауралье по преобразованным частотам фенов (метод полного связывания).

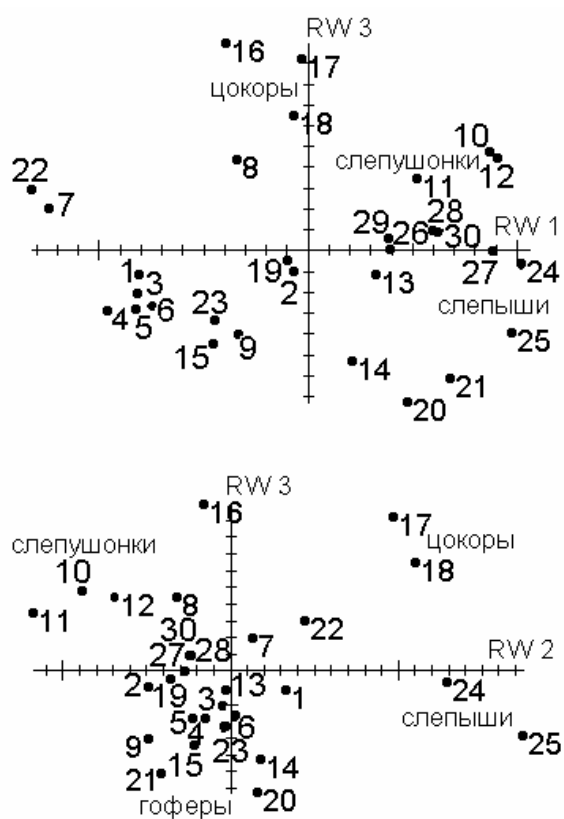
Проведенный фенетический анализ и изучение соотношения окрасочных морф в ареале позволяют выполнить попытку реконструкции вероятных путей формирования популяционной структуры обыкновенной слепушонки. Сначала, по-видимому,

вдоль степной и лесостепной зон происходило заселение обыкновенной слепушонкой Южного Зауралья и Предуралья, и далее она проникла в Правобережье Волги. Река является серьезной преградой, которая привела к историческому формированию фенетически уклоняющейся заволжской группировки, обособленность которой достигает подвидового уровня и указывает на существенную изолирующую роль крупных рек при формировании популяционной структуры вида. Одновременно с заселением Поволжья шло проникновение слепушонки в горные районы Башкирии и по уральскому пенеplену на территорию современных Курганской и Челябинской областей. Продвижение на север осуществлялось в основном за счет зверьков черной морфы, которые, по-видимому, имеют преимущество перед бурой морфой в северной лесостепи.

Глава 6. Анализ формы черепа грызунов методами геометрической морфометрии

Полученные ранее результаты дают основание предполагать, что увеличение степени прогнатизма верхних резцов и уменьшение степени прогнатизма нижних резцов у слепушонок горных и предгорной популяций является адаптивным по отношению к плотности грунта, так как субстрат для рытья в горах и на равнине существенно отличается.

При сравнении методами геометрической морфометрии формы черепа у 30 разных видов грызунов с разной специализацией к роющему образу жизни было установлено, что у них наиболее варьируют точки затылочной части черепа, скуловой дуги и вершины резца. К наиболее изменчивым точкам нижней челюсти можно отнести вершину резца, венечного, сочленовного и углового отростков. Вершина резца смещается главным образом горизонтально, что соответствует проявлению прогнатизма у грызунов. Оказалось, что направления изменчивости гомологичных ландмарков при сравнении межвидовых различий грызунов с внутривидовой изменчивостью горных и равнинных популяций слепушонки в значительной степени совпадают. Сходство в изменчивости черепа и нижней челюсти у обыкновенной слепушонки и грызунов указывает на параллелизм макро- и микроэволюционных преобразований формы осевого черепа слепушонки, проявляющийся в усилении прогнатизма верхних резцов как при внутривидовой дифференциации популяций, так и при эволюционной дивергенции рода.



Анализ ординат 30 видов грызунов в пространстве первой, второй и третьей первых относительных деформаций формы черепа показал (рис. 3), что группа слепушонок занимает обособленное положение (№ 10, 11 и 12). Одно из направлений изменчивости формы черепа связано со специализацией слепышей (24 и 25), а другое со специализацией гоферов. Цокоры (17 и 18) также занимают отдельное место на графике.

Рис. 3. Распределение ординат 30 сравниваемых видов грызунов в пространстве первой (RW1), второй (RW2) и третьей (RW3) относительных деформаций осевого черепа

Различия между родами роющих животных оказались дискретными. Представители разных семейств роющих животных различаются по способу рытья и, следовательно, эволюция шла по пути различной специализации к рытью (Гамбарян, 1949). При анализе относительных деформаций были выявлены основные направления эволюционных изменений осевого черепа. При сравнении формы черепа обыкновенной слепушонки с консенсусной (усредненной) конфигурацией черепа для отряда оказалось, что у нее происходит уменьшение высоты черепа в затылочной части, увеличение диастемы и прогиб резцов вперед. Череп полевок в меньшей степени отличается от консенсусной формы. У слепышей (*Spalax*) изменения касаются укорочения затылочной и носовой частей черепа. У цокоров (*Myospalax*) изменения сходны с таковыми у слепышей, но степень укорочения черепа меньше. Строение нижней челюсти у роющих форм млекопитающих варьирует меньше, чем строение осевого черепа, что может объясняться ее функциональными особенностями (общими для представителей этих трех родов).

Глава 7. Феногенетический мониторинг популяций слепушонки в зонах с разной степенью радиоактивного загрязнения

С помощью фенетического анализа были проанализированы популяции обыкновенной слепушонки, обитающие на территориях с разной степенью радиационного воздействия: Тоцкий полигон в Оренбургской области – место испытаний ядерного оружия в 1954 г. (Тоцкий радиоактивный след - ТРАС), Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) и окрестности пос. Муслюмово (берег р. Теча) в Челябинской области. Фенетический анализ, проведенный по комплексу неметрических пороговых признаков черепа, выявил значимые различия между исследованными группировками по уровню мелких aberrаций в строении черепа (рис. 4).

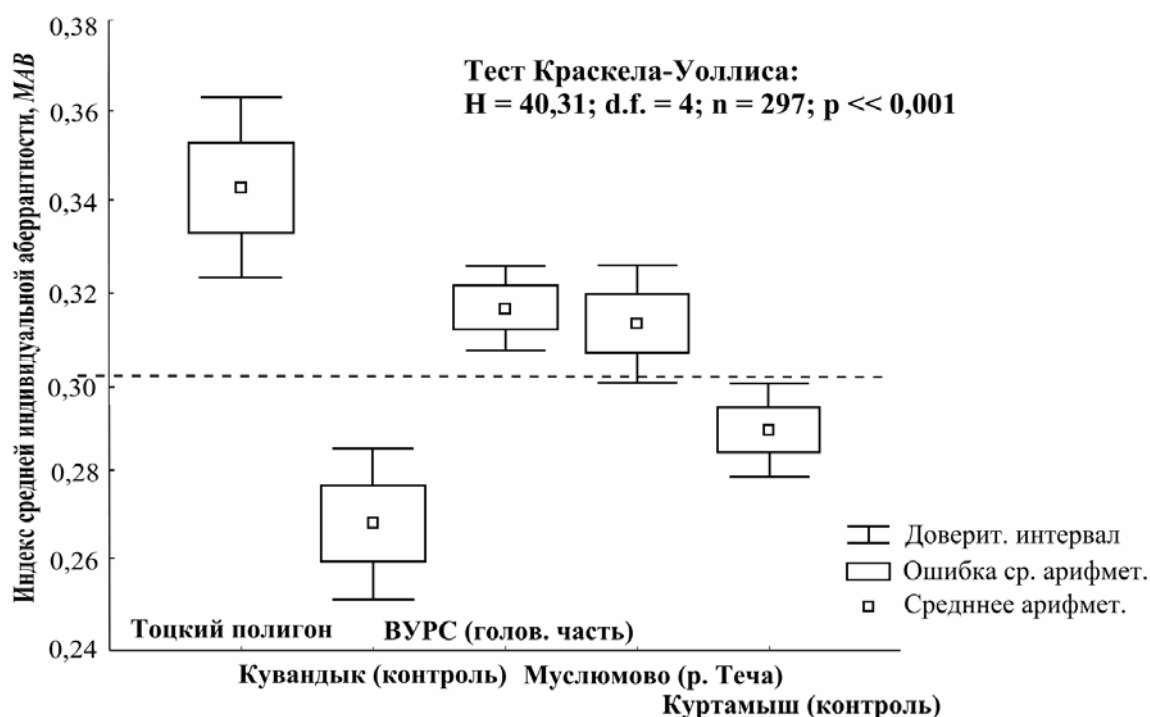


Рис. 4. Уровень средней индивидуальной aberrантности в исследованных контрольных и импактных группировках обыкновенной слепушонки

В ходе исследований популяций обыкновенной слепушонки, обитающей в головной части ВУРСа, которые мы провели совместно с коллегами, не было обнаружено патологий ни в одной из анализируемых систем организма, а общее состояние животных на импактной территории было признано удовлетворительным (Гилева, 2002; Новые материалы..., 2002; Пашнина, Синева, 2002). Однако, уровень мелких aberrаций в строении черепа и нижней челюсти у слепушонок, обитающих в зонах радиоактивным загрязнением (ВУРС, окрестности пос. Муслюмово на р. Теча, Тоцкий полигон) достоверно выше, чем в контроле. Выборка с Тоцкого полигона характеризуется самым высоким уровнем aberrантности. В контрольных популяциях доля

морфогенетических aberrаций в строении черепа оказалась наименьшей. Таким образом, можно рассматривать обыкновенную слепушонку как еще один модельный вид грызунов, пригодный для проведения популяционно-феногенетического мониторинга радиационного воздействия.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в полиморфных по окраске меха популяциях обыкновенной слепушонки животные численно доминирующей морфы имеют не только большую численность, но и большую среднюю продолжительность жизни по сравнению со зверьками сопутствующих морф. Выявлена географическая изменчивость окраски слепушонок на Южном Урале, проявляющаяся в параллельном потемнении окраски зверьков бурой и черной морф с юго-запада на северо-восток до северной границы ареала в Челябинской области, где доля зверьков-меланистов возрастает до 100% .

2. Интродуценты бурой морфы обыкновенной слепушонки из Оренбургской области на северной границе ареала вида в Челябинской области в окружении аборигенных зверьков-меланистов устойчиво сохраняют структуру и численность семей и успешно размножаются. По морфофизиологическим и краниометрическим показателям их потомки приближаются к аборигенным зверькам, но устойчиво сохраняют свою исходную популяционную специфику по окраске меха и встречаемости фенотипических признаков черепа.

3. Многомерный статистический анализ выявил три резко различные по фенотипу группировки обыкновенной слепушонки, которые населяют горные, предгорные и равнинные ландшафты Южного Урала и Приуралья. Зверьки горных популяций отличаются от равнинных животных большей абсолютной и относительной длиной хвоста, большей упитанностью, укороченным черепом с увеличенной относительной высотой и скуловой шириной, а также особенностями прогнатизма верхних и нижних резцов. Обнаружено отклонение от пропорциональности при соотношении морфометрических дистанций между популяциями слепушонки на Южном Урале с географическими и экологическими дистанциями, что указывает на относительно большую роль исторических причин, по сравнению с ландшафтно-экологическими, при становлении популяционной структуры вида в изученном регионе.

4. Показана эффективность использования методов геометрической морфометрии при оценке макро- и микроэволюционных преобразований формы осевого черепа

и нижней челюсти грызунов с разной специализацией к роющему образу жизни. Установлена специфика эволюционных изменений формы черепа и нижней челюсти у слепышей, цокоров, гоферов и слепушонок в связи с разными путями их адаптации к подземному образу жизни. Основным путем эволюционного преобразования формы черепа при специализации рода *Ellobius* к роющему образу жизни заключается в усилении прогнатизма верхних резцов и сжатии затылочной части осевого черепа в дорзо-вентральном направлении.

5. Обнаружен параллелизм макро-и микроэволюционных преобразований формы осевого черепа слепушонки, проявляющийся в усилении прогнатизма верхних резцов как при внутривидовой дифференциации популяций, так и при эволюционной дивергенции рода. Показано, что популяции обыкновенной слепушонки в горных ландшафтах имеют тенденцию усиления прогнатизма верхних резцов по сравнению с обитателями равнин. Основным путем специализации рода *Ellobius* характеризуется такой же тенденцией.

6. При фенетическом анализе популяционной структуры обыкновенной слепушонки в Поволжье, Южном Предуралье и Зауралье выявлена отчетливая специфика географически удаленных группировок. Географические различия между популяциями существенно превосходят по размаху хронографические, что позволяет говорить о генетической, а не средовой природе различий. Популяция слепушонки из Национального природного парка "Самарская Лука" (правый берег р. Волги) фенетически резко отличается от всех южно-уральских и зауральских популяций, что сопоставимо с уровнем подвидового обособления и указывает на изолирующую роль крупных рек при формировании популяционной структуры обыкновенной слепушонки.

7. Импактные группировки обыкновенных слепушонок, обитающие в зонах с радиоактивным загрязнением территории (ВУРС и окрестности пос. Муслумово на берегу р. Теча, Челябинская область) и на месте Тоцкого ядерного взрыва в 1954 г. (Тоцкий полигон, Оренбургская область), характеризуются достоверным повышением уровня мелких aberrаций в строении черепа по сравнению с контрольными, что позволяет использовать слепушонку при решении задач популяционного фенетического мониторинга.

1. **Синева Н.В.** Фенетический анализ полиморфных по окраске популяций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) / Н.В. Синева, Н.Г. Евдокимов // Биосфера и человечество: материалы конф. молодых ученых памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского (24-28 апр. 2000г.). Екатеринбург, 2000. С. 240-241.

2. **Синева Н.В.** Количественный анализ изменчивости окраски шкурок обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) / Н.В. Синева // Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар (26-30 нояб. 2001г.). Казань, 2001. Ч. 1. С. 168-169.

3. **Синева Н.В.** Колориметрический анализ шкурок обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) в Южном Зауралье / Н.В. Синева, Н.Г. Евдокимов // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. молодых ученых (23-27 апр. 2001г.). Екатеринбург, 2001. Вып.2. С. 223-228.

4. **Синева Н.В.** Флуктуирующая асимметрия неметрических признаков черепа как показатель нестабильности развития окрасочных морф обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) / Н.В. Синева, А.Г. Васильев // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. молодых ученых (23-27 апр. 2001г.). Екатеринбург, 2001. Вып.2. С. 219-222.

5. Васильев А.Г. Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки на Южном Урале и в Зауралье: многомерный морфометрический анализ / А.Г. Васильев, **Н.В. Синева** // Экологические проблемы горных территорий: материалы междунар. науч. конф. (18-20 июня 2002г.). Екатеринбург, 2002. С. 137-142.

6. Новые материалы по популяционно-генетической радиоадаптации мелких млекопитающих на ВУРСе / Любашевский Н.М., Стариченко В.И., Гилева Э.А., Евдокимов Н.Г., Орехова Н.А., Пашнина И.А., Расина Л.Н., **Синева Н.В.**, Тарасов О.В., Ялковская Л.Э. // Экологические проблемы горных территорий: материалы междунар. науч. конф., 18-20 июня 2002г. Екатеринбург, 2002. С. 244-249.

7. Пашнина И.А. Физиологические особенности обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) из радиационной среды / И.А. Пашнина, **Н.В. Синева** // Биота горных территорий: история и современное состояние: материалы конф. молодых ученых (15-19 апр. 2002г.). Екатеринбург, 2002. С. 137-141.

8. **Синева Н.В.** Сравнение горных и равнинных популяций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) на Южном Урале и в Зауралье / Н.В. Синева // Биота

горных территорий: история и современное состояние: материалы конф. молодых ученых (15-19 апр. 2002г.). Екатеринбург, 2002а. С. 195-202.

9. **Синева Н.В.** Флуктуирующая асимметрия неметрических признаков черепа в полиморфных популяциях *Ellobius talpinus* Pall. / Н.В. Синева // Актуальные проблемы биологии и экологии: VIII молодеж. науч. конф. (18-20 апр. 2001г.), Сыктывкар, Респ. Коми: (материалы докл.). Сыктывкар, 2002b. С.51-53.

10. **Синева Н.В.** Анализ изменения формы черепа грызунов при роющем образе жизни с использованием методов геометрической морфометрии / Н.В. Синева // Проблемы глобальной и региональной экологии: материалы конф. молодых ученых (31 марта – 4 апр. 2003г.). Екатеринбург, 2003а. С.245-253.

11. **Синева Н.В.** Прогнатизм резцов обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* в горных и равнинных ландшафтах Южного Урала и Зауралья / Н.В. Синева // Териофауна России и сопредельных территории. VII съезд Териол. о-ва: материалы Междунар. совещ., 6-7 февр. 2003г. М., 2003b. С. 321-322.

12. Окрасочный полиморфизм и радиационная устойчивость обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) / Е.Б. Григоркина, Н.Г. Евдокимов, О.В. Тарасов, **Н.В. Синева** // Сибирская зоологическая конференция: тез. докл. Всерос. конф., посвящ. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН, 15-22 сент. 2004г. Новосибирск, 2004. С. 243.

13. **Синева Н.В.** Анализ основных направлений трансформации черепа грызунов при роющем образе жизни методами геометрической морфометрии / Н.В. Синева // Сибирская зоологическая конференция: тез. докл. Всерос. конф., посвящ. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН, 15-22 сент. 2004г. Новосибирск, 2004а. С. 322.

14. **Синева Н.В.** Опыт реконструкции популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) / Н.В. Синева // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конф. молодых ученых (19-23 апр. 2004г.). Екатеринбург, 2004b. С. 233-241.

15. Популяционные адаптации обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) на северо-восточной периферии видового ареала / Е.А. Новиков, Н.Г. Евдокимов, **Н.В. Синева**, М.П. Мошкин // Популяции в пространстве и времени: сб. мате-

риалов докл. VIII Всерос. популяц. семинара (15-20 апр. 2005). Н. Новгород, 2005. С. 287-288.

16. Чибирик М. В. Особенности энергетического обмена обыкновенной слепушонки из головной части ВУРСа / М.В. Чибирик, Н.Г. Евдокимов, **Н.В. Синева** // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов докл. VIII Всерос. популяц. семинара (15-20 апр. 2005). Н.Новгород, 2005. С. 463-465.

17. Евдокимов Н.Г. Окрасочный полиморфизм обыкновенной слепушонки Южного Урала и Зауралья / Н.Г. Евдокимов, **Н.В. Синева** // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: материалы III междунар. конф., Оренбург, 25-27 мая 2006г. Оренбург, 2006а. С. 220-222.

18. Евдокимов Н.Г. Функциональная значимость цветковых морф в полиморфных популяциях обыкновенной слепушонки / Н.Г. Евдокимов, **Н.В. Синева** // Популяционная экология животных: материалы Междунар. конф. «Проблемы популяционной экологии животных». Томск, 2006b. С. 226-228.

19. **Синева Н.В.** Изменчивость морфологических признаков слепушонки при интродукции представителей южной популяции на северную границу ареала вида / Н.В. Синева // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2006. С. 221-229.

20. Хромосомная нестабильность и асимметрия черепа у полиморфной по окраске меха обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* Pallas, 1770 / Гилева Э.А., Большаков В.Н., Ялковская Л.Э., **Синева Н.В.** // Докл. РАН. 2006. Т. 410, № 5. С. 705-708.

21. **Sineva N.V.** Geographic and biotopic variability of mole-vole (*Ellobius talpinus*) populations in the Urals / N.V. Sineva // Rodents and Spatium: 8-th Intern. Conf., Louvain-la-Neuve, Belgium, July 22-26, 2002. Louvain, 2002. P. 100.

22. **Sineva N.V.** Coat colouration variability in the mole-vole (*Ellobius talpinus* Pall.) populations of the Urals / N.V. Sineva // European Mammalogy 2003: 4th Europ. Congr. of Mammalogy, Brno, Czech Republic. July 27 – Aug 1, 2003: Progr. And Abstr. Brno, 2003. P.219.