

УДК 591.526 : 599.323.4

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОСТРОВНОЙ И МАТЕРИКОВОЙ ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ *CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL.: ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ «ПРИНЦИПА ОСНОВАТЕЛЯ»

В. Н. БОЛЬШАКОВ, А. Г. ВАСИЛЬЕВ

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск

На основе сравнительного изучения были установлены различия в экологической и генетической структуре, а также фенооблике островной и материковой популяций красной полевки (о. Беринга, п-ов Камчатка). Степень морфологической дифференциации островной популяции невелика, несмотря на изоляцию длительностью 100 лет. Изменчивость островных и материковых зверьков практически одинакова, что свидетельствует о высокой генетической емкости основателей популяции. Авторы предполагают, что «принцип основателя» проявляется только на биологических второстепенных и, очевидно, моногенных признаках, тогда как полигенно детерминированные признаки не подвержены в такой мере генетико-автоматическим процессам и меняются под действием направленного отбора.

Проблема изоляции популяций животных как фактора микроэволюционного процесса, а также связь этого явления с принципом основателя (Майр, 1968) широко обсуждается в литературе (Берри, 1974; Дубинин, Глембоцкий, 1967; Шварц, 1969, 1973; Шварц, Покровский, Овчинникова, 1966; Dobzansky, Spassky, 1963). Во многих работах, в качестве естественных моделей, используются островные изоляты, время изоляции которых от материковых форм примерно известно, анализируется степень их морфологической, биохимической и генетической дифференциации (Avise et al., 1974; Berry, 1964; Foster, 1964). В значительной степени развитию таких исследований сопутствуют методы косвенного изучения генетической структуры популяций на основе анализа явлений эпигенетического полиморфизма (Berry, Searle, 1963; Deol, 1958; Крылов, Яблоков, 1972; Яблоков, 1966). Однако популяции мелких млекопитающих с абсолютной изоляцией встречаются крайне редко. Поэтому большой интерес представляет изучение популяций красных полевок (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1778) о. Беринга и Камчатки, изоляция между которыми близка к абсолютной.

Красная полевка была завезена на о. Беринга с Камчатки, по-видимому, в середине XIX в. в ходе освоения Командорских островов промышленниками (Мараков, 1972), т. е. время изоляции от материковых форм примерно 100 лет.

В этой связи перед нами стояла двоякая задача: 1) выяснить, отличается ли генетическая структура и фенооблик изолированных островной и материковой популяций; 2) сказывается ли на генетической структуре и фенооблике островной популяции принцип основателя.

Материал был собран в июле-августе 1974 г. на о. Беринга (180 экз.) и п-ове Камчатка (50 экз.). Основные сборы на Камчатке проводились по склону Авачинской сопки; часть полевок отловлена на юго-западном побережье п-ова (поселок Опала и Голыгинские ключи). В качестве основной материковой выборки принята Авачинская. В дальнейшем для удобства изложения популяция о. Беринга названа командорской, а ава-

чинские зверьки именуется камчатской популяцией. Сравнение материковой и островной популяций проводилось только по этим выборкам.

Изучена также серия взрослых полевок из Канады, хранящаяся в музее Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Авторы выражают искреннюю благодарность С. В. Маракову и Н. Г. Евдокимову за помощь в сборе полевого материала.

Изучение проводилось в трех аспектах. Сравнивались экологическая структура популяций (характер динамики численности, возрастная структура и ход размножения), косвенными методами — генетическая структура (эпигенетическая изменчивость краниологических признаков), а также фенотип островной и материковой популяций (окраска, линейные размеры и весовые характеристики зверьков).

Возраст полевок определялся по степени развитости корней зубов (Кошкина, 1955). Были выделены три возрастные группы: молодые сеголетки (I группа), взрослые сеголетки (II группа) и старые — перезимовавшие (III группа).

При изучении эпигенетического полиморфизма (Крылов, Яблоков, 1972) были взяты в исходном случае пять признаков: 1) число отверстий для кровеносных сосудов и нервов по верху левой глазницы на лобной кости; 2) на левой верхнечелюстной кости перед альвеолами; 3) на внешней стороне левой нижней челюсти под альвеолами коренных зубов; 4) число шовных выростов предчелюстной кости, вдающихся в лобную кость (слева); 5) форма слияния носовых костей с лобной костью.

Было установлено, что с возрастом четко меняется только признак: число отверстий на лобной кости. Четвертый признак проявляет неясные пока возрастные изменения, поэтому 1-й и 4-й признаки были исключены из дальнейшего рассмотрения. Была изучена также изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов M^3 и M_1 .

Окраска шкурок исследовалась методом фотоколориметрирования (Покровский, Смирнов, Шварц, 1962), позволяющим проводить количественное сравнение по этому признаку.

Для статистической обработки материала брались естественные однородные группы одного пола и возраста. При характеристике размаха изменчивости кроме коэффициентов вариации использовался усредненный коэффициент вариации (\bar{X}_v).

Экологическая структура популяций. Красная полевка — типичный представитель фауны о. Беринга — встречается на острове практически повсеместно, исключая только мелкие островки и скалистые берега (Мараков, 1972). Особенно многочисленна красная полевка в горной и равнинно-болотной тундре, предпочитает речные долины в русловой части, берега озер и густотравные бугры. Хорологическое ядро командорской популяции локализуется, по-видимому, в северной части острова, где и проводился отлов.

Условия жизни командорской и камчатской популяций существенно отличаются. Ровный рельеф местности (северная часть острова), «вечная осень» (лето холодное, а зима теплая), достаточно однородный флористический состав — все это создает на о. Беринга относительное однообразие биотопических условий.

Хорошее описание биотопов красной полевки на Камчатке содержится в статье М. А. Гарбузова и В. М. Липаева (1963). Достаточно поэтому отметить, что биотопические условия камчатской популяции характеризуются значительной мозаичностью и достаточно разнообразны, что во многом связано с высотной поясностью.

С. В. Мараков (1972) отмечает постоянно высокую численность красной полевки на о. Беринга за 17-летний период наблюдений. Учет, проведенный нами в июле 1974 г., показал, что численность командорской популяции значительно выше, чем камчатской (соответственно 42,3 и 20% попадания). М. А. Гарбузов и В. М. Липаев (1963) указывают, что

численность красной полевки на Камчатке «подвержена значительным колебаниям».

Сказанное выше указывает на существенные различия в характере динамики численности островной и материковой популяций.

Анализ полученных нами данных показывает значительные различия и в их возрастной структуре (рис. 1).

Командорская популяция характеризуется очень большой долей старых перезимовавших зверьков и сравнительно малой — сеголеток, особенно ранних пометов. Последнее может быть следствием элиминации молодняка этой возрастной группы.

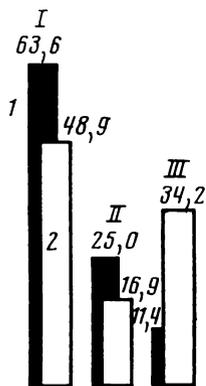


Рис. 1.

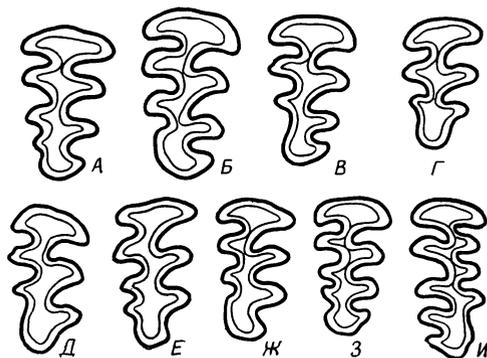


Рис. 2.

Рис. 1. Возрастная структура материковой (1) и островной (2) популяций красной полевки. I, II, III — возрастные группы (цифры показывают долю каждой в процентах)

Рис. 2. Изменчивость третьего коренного зуба верхней челюсти (M^3) А — И — морфотипы строения жевательной поверхности зубов

Рис. 3. Колориметрическая характеристика окраски зверьков Командорской (1) и Камчатской (2) популяций красной полевки

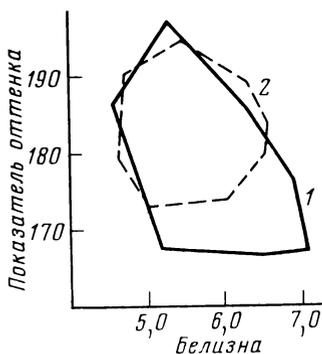


Рис. 3.

Интенсивность размножения командорской популяции в рассматриваемое время, очевидно, выше, чем камчатской (табл. 1). Все старые перезимовавшие самки командорской популяции имеют либо послеродовые пятна, либо эмбрионы. Среди самок второй возрастной группы отмечены только две с увеличенной маткой. Таким образом, в командорской популяции в этот период размножались только зимовавшие зверьки. В камчатской популяции размножение, по-видимому, началось раньше, чем на о. Беринга, так как встречаются самки второй возрастной группы, которые уже имеют послеродовые пятна, а интервал между отловами на о. Беринга и на Камчатке 6 дней.

Эпигенетический полиморфизм краниологических признаков. Немеетрические признаки (эпигенетический полиморфизм), являясь своеобразными генетическими маркерами, позволяют, как уже говорилось выше, косвенно сравнивать генетическую структуру

Интенсивность размножения красной полевки

Показатель, %	Возраст	Командорская популяция	Камчатская популяция
Всего самок	—	51,7 (93)*	38,6 (17)
Размножавшихся самок	—	34,6 (35)	23,5 (4)
Беременных к общему числу самок	Сеголетки	—	5,9 (1)
	Зимовавшие	18,3 (17)	—
Самок с родовыми пятнами к общему количеству	Сеголетки	—	11,8 (2)
	Зимовавшие	21,5 (20)	5,9 (1)
Среднее количество эмбрионов, приходящееся на самку	Сеголетки	—	$\frac{7,3}{6-9}$ (3)
	Зимовавшие	$\frac{7,9 \pm 1,31}{5-9}$ (32)	7 (1)

* В скобках приведено количество зверьков.

популяций (Крылов, Яблоков, 1972). Рассматриваемые признаки 2 и 3 относятся к категории меристических, что позволило, с одной стороны, рассчитать и сравнить среднее количество отверстий по каждой группе, с другой стороны, попарно сравнить частоты встречаемости каждого фена (фены представляют собой дискретные классы по числу отверстий). Форма впадения носовых костей в лобную является чисто качественным признаком, поэтому сравнение возможно только по частотам встречаемости того или иного варианта.

Достоверные различия между командорскими и авачинскими зверьками по средним значениям (критерий t) и частотам встречаемости отдельных фенов (критерий χ^2) отмечены по признакам 2 и 5 (количество отверстий на верхнечелюстной кости и форма носовых костей), тогда как по признаку 3 (отверстия на нижней челюсти) различий практически нет.

Интересные результаты получены при изучении изменчивости рисунка жевательной поверхности коренных зубов M^3 и M_1 . Выделение морфотипов проводилось по количеству выступающих и входящих углов с наружной и внутренней стороны зуба. Строение M^3 в командорской популяции в целом проще (шесть морфотипов простого и один сложного строения), чем на Камчатке. Для Камчатки была взята сборная выборка (авачинская, опалинская, голыгинская). В целом по всей камчатской выборке можно отметить несколько большее разнообразие (четыре простых морфотипа и два сложных). На Камчатке обнаружен специфический морфотип, З, который не проявился в командорской популяции, но при этом отсутствуют морфотипы крайне простого строения Д и Ж, обнаруженные в командорской популяции (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2

Изменчивость рисунка жевательной поверхности третьего коренного зуба верхней челюсти (M^3) (частоты встречаемости морфотипов, %)

Место взятия выборки		Морфотипы строения жевательной поверхности M^3								
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И
о. Беринга	151	30 (45)*	28 (43)	21 (?2)	9 (13)	5 (8)	4 (6)	3 (4)	—	—
Камчатка	50	56 (25)	16 (7)	20 (9)	2 (1)	—	2 (1)	—	4 (2)	—
Канада	9	56 (5)	22 (2)	—	—	—	—	—	11 (1)	11 (1)

* В скобках количество исследованных экземпляров.

Красные полевки из Канады резко отличаются от камчатских и командорских большой сложностью третьего верхнего моляра M^3 (три морфотипа сложного строения против одного простого строения). Специфичен морфотип I с достаточно сложным рисунком жевательной поверхности.

Первый моляр нижней челюсти M_1 менее изменчив по сравнению с M^3 , и у камчатских и командорских полевок практически нет различий по этому признаку ни в качественном, ни в количественном выражении. Следует отметить значительную сложность рисунка талонуса у канадских полевок (табл. 2).

Таким образом, небольшая степень различий в изменчивости рисунка жевательной поверхности изученных зубов, выявленная у командорских и камчатских полевок, и высокая степень дифференциации этих форм от канадских зверьков подтверждает единое происхождение камчатских и командорских красных полевок (Огнев, 1950).

Таблица 3

Колориметрическая характеристика окраски островных и материковых красных полевок

Признак	Показатель	Командорская популяция	Камчатская популяция
Белизна	$M \pm m$	$5,74 \pm 0,06$	$5,69 \pm 0,10$
	$V \pm m_V$	$9,2 \pm 0,79$	$8,94 \pm 1,26$
	Lim	$4,64 \pm 7,14$	$4,64 - 6,60$
	n	68	25
Оттенок	$M \pm m$	$183,0 \pm 0,80$	$182,0 \pm 1,14$
	$V \pm m_V$	$3,58 \pm 0,31$	$3,14 \pm 0,44$
	Lim	167—198	173—195
	n	68	25

Сравнение фенооблика популяций. Колориметрическое изучение окраски командорских полевок показало полное сходство их с камчатскими (рис. 3, табл. 3). Более того, по средним значениям белизны и оттенка, а также по диапазону изменчивости, описываемому диаграммой разброса, обе популяции совпали с характеристиками подвида *Clethrionomys rutilus jochelsoni* Allen (Большаков, 1967), что подтверждает вывод о камчатском происхождении командорских красных полевок.

Изменчивость окраски островных и материковых полевок по белизне и оттенку одинакова (табл. 3).

Островные формы грызунов обычно крупнее материковых (Foster, 1964) и отличаются чаще всего большой длиной ступни и коротким хвостом. Командорские полевки также не являются исключением из этого правила.

Взрослые командорские самцы пропорционально крупнее камчатских по линейным размерам и весу, тогда как самки отличаются только большей длиной ступни и относительно меньшей длиной хвоста (табл. 4).

Большая длина ступни — общий признак для обоих полов на о. Беринга; при этом самцы имеют достоверно большие абсолютные размеры ступни. Коэффициент вариации этого признака у самок с о. Беринга достоверно меньше, чем у камчатских, что говорит о стабилизации большей длины ступни у самок командорской популяции.

Пропорционально крупнее и череп командорских полевок (табл. 5). Специфические черты черепа полевок о. Беринга — относительно большая длина носовых костей и относительно меньшая длина зубного ряда верхней и нижней челюсти.

Величина изменчивости промеров черепа в командорской и камчатской популяциях практически совпадает. Сравнение средних арифметических значений коэффициентов вариации всех взятых промеров черепа,

Морфологическая характеристика островной и материковой популяций

Признаки	Командорская популяция						Камчаточная популяция					
	самцы			самки			самцы			самки		
	n	M±m	V, %	n	M±m	V, %	n	M±m	V, %	n	M±m	V, %
Вес тела, г	29	19,95±0,16	4,47	25	19,48±0,22	5,55	5	16,08±0,39	6,36	5	19,78±2,45	20,82
Длина тела, мм	29	90,1±0,43	2,53	25	89,1±0,51	2,79	5	88,1±0,79	2,38	5	88,6±1,79	4,04
Длина хвоста, мм	29	26,4±0,37	7,33	25	25,9±0,42	7,91	5	26,0±0,70	7,12	5	26,8±1,08	8,09
Индекс *	29	0,293±0,004	7,09	25	0,291±0,005	9,08	5	0,295±0,006	5,22	5	0,303±0,013	8,30
Длина ступни, мм	29	17,1±0,08	2,45	25	16,9±0,06	1,71	5	16,6±0,20	3,11	5	15,8±0,55	6,93
Индекс	29	0,191±0,001	3,28	25	0,190±0,001	2,52	5	0,189±0,002	2,85	5	0,179±0,007	7,61
Длина уха, мм	29	13,6±0,13	5,02	25	13,2±0,14	5,01	5	12,3±0,27	5,77	5	12,8±0,42	6,54
Индекс	15	0,151±0,001	4,71	11	0,150±0,003	8,25	8	0,139±0,004	7,19	6	0,145±0,003	4,36
Индекс: черепа	27	0,248±0,009	3,66	24	0,249±0,002	3,03	8	0,247±0,002	2,16	5	0,243±0,003	2,90
сердца	29	6,13±0,17	14,39	24	6,08±0,11	8,59	5	7,33±0,27	9,74	5	6,72±0,70	21,08
почки	29	8,14±0,17	10,92	24	8,23±0,20	11,70	5	7,61±0,97	30,10	5	8,82±0,44	9,92
печени	29	70,72±4,53	11,47	24	71,38±1,69	11,32	5	60,94±2,91	12,64	5	78,64±11,49	29,21
кишечника	20	667,4±9,98	6,52	15	665,1±9,61	5,41	5	639,3±23,83	9,13	5	684,0±47,80	13,98
слепого отдела	20	104,0±2,49	10,72	15	100,2±2,23	8,32	5	111,3±2,66	5,86	5	119,6±4,54	7,59
кишечника												

* Индексы рассчитаны по отношению к весу и длине тела.

Изменчивость краниологических признаков островной и материковой популяций

Признак	Командорская популяция				Камчатская популяция			
	n	M ± m	V ± mv	индекс признака	n	M ± m	V ± mv	индекс признака
Кондилобазальная длина	27	22,4±0,07	1,62±0,22	0,569±0,001	10	21,8±0,49	2,64±0,59	0,571±0,003
Длина лицевой части	27	12,8±0,07	2,66±0,36	0,431±0,001	10	12,5±0,43	3,01±0,67	0,429±0,003
Длина мозговой части	27	9,6±0,04	2,12±0,29	0,309±0,002	10	9,4±0,40	3,42±0,70	0,306±0,003
Длина диастемы	27	6,9±0,04	3,12±0,43	0,219±0,001	10	6,7±0,41	4,84±1,08	0,225±0,002
Длина зубного ряда	27	4,9±0,02	2,42±0,33	0,177±0,001	10	4,9±0,05	2,72±0,61	0,177±0,002
Межглазничная ширина	27	3,9±0,02	2,37±0,32	0,557±0,003	10	3,8±0,05	3,70±0,83	0,548±0,005
Скуловая ширина	26	12,5±0,05	2,12±0,29	0,397±0,003	10	12,0±0,41	2,82±0,63	0,389±0,004
Высота черепа	27	8,9±0,05	2,78±0,38	0,295±0,002	10	8,5±0,05	1,72±0,39	0,284±0,004
Длина носовой кости	27	6,6±0,05	3,44±0,47		10	6,2±0,10	4,72±0,99	

вычисленных для каждой популяции ($\bar{X}_v \pm S\bar{X}_v$) показало, что различия между зверьками командорской и камчатской популяций по среднему уровню изменчивости статистически не достоверны ни по абсолютным, ни по относительным размерам черепа.

Командорские взрослые самцы имеют достоверно меньший индекс сердца, чем в камчатской популяции (табл. 4), что обусловлено, очевидно, их меньшей двигательной активностью. Для обоих полов на о. Беринга характерен меньший индекс слепого отдела кишечника, что, безусловно, связано с особенностями их питания.

З а к л ю ч е н и е. Изолированная в течение 100 лет командорская популяция красной полевки адаптировалась к жизни на острове и приобрела специфические островные черты фенотипа.

Исходя из принципа основателя, можно было ожидать сужения диапазона изменчивости в островной популяции. Однако изменчивость островных полевков по всем изученным признакам существенно не уменьшилась, что косвенно говорит о большой генетической емкости основателей популяции. Порядку неметрических признаков (эпигенетический полиморфизм) популяции отличаются, причем эти различия определяются в некоторых случаях отсутствием или наличием отдельных биологически мало существенных признаков (вероятно моно- или «олигогенно»-детерминированных). Возможно, что некоторые признаки (например, отдельные элементы рисунка жевательной поверхности коренных зубов) были утеряны островными полевками в силу случайного подбора основателей. Объясняя подобные явления с позиции «принципа основателя», не следует забывать об одинаковом диапазоне изменчивости островных и материковых зверьков по всем метрическим признакам, полигенная природа которых вполне очевидна.

Из сказанного следует, что принцип основателя, очевидно, проявляется не на полигенных признаках, а на моно- или олигогенных. Можно предположить, что чем выше биологическая значимость признака, тем большее число полигенов должно его определять (Шеппард, 1970). В свою очередь это страхует популяцию от случайной по-

тери того или иного биологически важного признака (Шварц, 1969). Важно отметить, что сохранение диапазона изменчивости у островных полевков сопровождается некоторыми изменениями средней нормы целого ряда признаков. Напомним, что условия существования островной популяции очень однородны и существенно отличаются от условий материковой популяции. Четкие различия, установленные при сравнении экологической и генетической структуры командорской и камчатской популяций, могут объясняться различием условий их существования и разной направленностью отбора. Несомненно, что смещение морфологической нормы — результат действия направленного отбора. Однако, несмотря на вековую изоляцию, островная форма не вышла за пределы материкового подвида *Clethrionomys rutilus jochelsoni* Allen (1903), хотя различия между островными зверьками и материковыми отражают некоторую степень их морфологической дифференциации.

Все сказанное позволяет предполагать, что принцип основателя проявляется только на биологически второстепенных и, очевидно, моно- или олигогенных признаках, тогда как полигенно детерминированные признаки не подвержены в такой мере генетико-автоматическим процессам и изменяются под действием направленного отбора.

ЛИТЕРАТУРА

- Берри Р. Дж. 1974. В сб.: Первый Международный териологический конгресс, 1, М., 62—66.
- Большаков В. Н. 1967. В сб.: Экологические основы адаптации животных. Тр. МОИП. Отд. биол. Уральское отд., вып. 25, М., «Наука», 49—55.
- Гарбузов М. А., Липаев В. М. 1963. Изв. Иркутского госуд. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока, 25, Иркутск, 286—295.
- Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. 1967. Генетика популяций и селекция. М., «Наука», 5—591.
- Кошкина Т. В. 1955. Зоол. ж., 34, № 3, 631—639.
- Крылов Д. Г., Яблоков А. В. 1972. Зоол. ж., 51, № 4, 576—584.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид эволюция. М., «Мир», 15—598.
- Мараков С. В. 1972. Природа и животный мир Командор. М., «Наука», 5—185.
- Огнев С. И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. 7, М., Изд. АН СССР, 5—706.
- Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. 1962. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 29, Свердловск, 15—28.
- Шенпард Ф. М. 1970. Естественный отбор и наследственность. М., «Просвещение», 5—216.
- Шварц С. С. 1969. Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 65, Свердловск, 1—199.—1973. Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 86, Свердловск, 3—18.
- Шварц С. С., Покровский А. В., Овчинникова Н. А. 1966. В сб.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных, Свердловск, 29—33.
- Яблоков А. В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», 5—363.
- Avise J. S., Smith M. H., Selander R. K., Lawlor T. E., Ramsey P. R. 1974. Systematic Zoology, 23, No. 2, 42—56.
- Berry R. J. 1964. Evolution, 18, No. 3, 468—483.
- Berry R. J., Searle A. G. 1963. Proc. Zool. Soc. London, 140, No. 4, 577—615.
- Deol M. S. 1958. Genetics, 53, 498—514.
- Dobzansky Th., Spassky N. P. 1963. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 48, No. 2, 148—156.
- Foster J. B. 1964. Nature, 202, 4929.

Статья поступила в редакцию
13.III.1975

A COMPARATIVE STUDY OF INSULAR AND MAINLAND POPULATIONS:
OF CLETHRIONOMYS RUTILUS PAL.: POSSIBLE ROLE
OF THE FOUNDER PRINCIPLE

V. N. BOLSHAKOV, A. G. VASILYEV

*Institute of Animal and Plant Ecology, The Ural Research Centre,
USSR Acad. Sci., Sverdlovsk*

Summary

Comparative studies of insular and mainland populations of *Clethrionomys rutilus* Pall. (Bering Island, Kamchatka Peninsula) revealed certain differences in ecological and genetic structures, as well as in phenetical appearance. Despite the very ancient isolation the degree of morphological differentiation of the insular population was not high. The variability of both the insular and the mainland populations was in fact similar, which demonstrates a high genetic capacity of the population founders. It is suggested that the founder principle is manifested only in characters that are biologically of the second order and apparently monogenic, while the polygenically determined characters are not greatly subject to automatic genetic processes and change under the influence of directed selection.
