

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ

ЭКОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ



ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
И ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ЭКОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ

Межвузовский научный сборник

Выпуск 5(7)

Ф 77 Физиологическая и популяционная экология животных.
Межвузовский научный сборник. Вып. 5 (7). Изд-во Саратов. ун-та, 1978, с. 200.

Пятый (седьмой) выпуск сборника содержит работы ученых, доложенные на I Всесоюзном совещании-семинаре по фенетике популяций, состоявшемся в январе 1976 г в Саратове (совещание организовано Саратовским университетом, институтом Биологии Развития и Научным Советом по проблемам генетики и селекции АН СССР). В статьях обсуждаются общие вопросы, проблемы, пути развития фенетики популяций, методы фенетических исследований, а также рассматриваются конкретные примеры применения фенетического подхода к изучению популяций и внутривидовых группировок.

Редакционная коллегия:

доц. *Голикова В. Л.* (секретарь, СГУ), доц. *Денисов В. П.* (ППИ),
проф. *Константинов А. С.* (МГУ), проф. *Ларина Н. И.* (председатель, СГУ),
доц. *Мозговой Д. П.* (КГУ).

В. Н. БОЛЬШАКОВ, А. Г. ВАСИЛЬЕВ.

**ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ
РЫЖЕЙ И КРАСНОЙ ПОЛЕВОК С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ИЗОЛЯЦИИ**

*Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР, г. Свердловск*

Использование явлений эпигенетического полиморфизма в популяционных исследованиях, как показывает опыт многих работ (Bergu, 1964; Bergu, Searle, 1963; Bergu, Jakobson, 1975; Deol, 1958; Крылов, Яблоков, 1972; Ларина и др., 1973), оказалось весьма эффективным подходом к изучению целого ряда популяционных процессов. Поиск признаков-маркеров различных внутривидовых группировок и применение их в отдельных исследованиях можно, по-видимому, уже сейчас считать самостоятельным направлением.

Одной из множества задач, стоящих перед исследователями является определение значения пространственной изоляции популяций в микроэволюционном процессе. Наша работа представляет собой попытку применения фенетического метода в поиске решения подобных задач.

Проводилось попарное сравнительное изучение изолированных популяций рыжей (Оренбургская область) и красной полевок (п-ов Камчатка и о. Беринга). Наряду со многими традиционными эколого-популяционными характеристиками сравнивались частоты встречаемости неметрических вариаций некоторых признаков.

В таких исследованиях наиболее удобными вариациями признаков, скорее всего, являются дискретные качественные (альтернативные) вариации, отражающие специфику тех или иных внутривидовых группировок. Такие прерывистые аномалии были выделены и успешно использованы Берри и Якобсоном (Bergu, Jakobson, 1975) и другими авторами. Однако, на наш взгляд, это не исключает применения целого ряда меристических вариаций, как, например, то или иное число отверстий для кровеносных сосудов и нервов в отдельных частях скелета (Крылов, Яблоков, 1972; Ларина и др., 1973; Большаков, Васильев, 1975) и т. д. Можно сослаться на работы по разной встречаемости различных вариантов ветвления кровеносных сосудов бедренной артерии у макак (\hat{P} senicka, Jurin, 1964; Tu Chin, 1963), в которых показано, что отдельные варианты ветвления сосудов численно преобла-

дают, тогда как другие встречаются значительно реже. Существует большая вероятность того, что отклонения в строении кровеносной системы, отражающиеся на количестве и расположении отверстий на костях, обусловлены влиянием генетических факторов.

Нами изучались альтернативные и меристические вариации (Яблоков, 1966) строения черепа полевок. Рассмотренные фены представляют собой дискретные варианты по числу отверстий в некоторых отделах черепа, а также варианты формы впадения носовых костей в лобную, и вариации в строении коренных зубов M_1 и M^3 . В дальнейшей работе мы исходили из того, что характер распределения частот и вариаций признаков в той или иной степени отражает генетическое своеобразие отдельных внутривидовых группировок. Сравнение распределений частот фенотипов проводилось методом χ^2 . На юге Урала, в Губерлинском мелкопочечнике Оренбургской области, поселения рыжей полевки приурочены к поймам рек и к осиново-березовым колкам, изолированным друг от друга участками степи. Детальные исследования по комплексу показателей, проведенные нами ранее (Большаков, Васильев, 1975) показали, что в данном районе территориальное распределение рыжей полевки характеризуется полной (поймы рек Сакмары и Урала) или частичной (пойма Сакмары—колки—пойма ручья, впадающего в р. Сакмару) изоляцией.

Сравнение двух поселений рыжей полевки, имеющих заведомо общее происхождение, в Сакмарской популяции (пойма реки) подтвердило идентичность распределения частот фенотипов по всем признакам, что косвенно указывает на сходство генетического состава этих поселений. Сопоставление встречаемости фенотипов в трех относительно изолированных микропопуляциях Сакмарской популяции выявило достоверные различия между ними по отдельным признакам, что свидетельствует о вероятном различии их генетического состава. Наконец, анализ встречаемости фенотипов в двух изолированных популяциях (поймы р. Сакмары и Урала) обнаружил достоверное различие между ними по всем признакам. Отсутствие между этими популяциями каких-либо морфологических различий и сходство занимаемых ими биотопов указывает на то, что обнаруженные различия по встречаемости фенотипов должны иметь, по-видимому, генетическую природу.

Следовательно, увеличение степени пространственной изоляции выразилось в усилении генетических различий в рассмотренных группировках (Большаков, Васильев, 1975).

Более подробного рассмотрения заслуживает редкий случай почти абсолютной изоляции красной полевки п-ова Камчатки и о. Беринга, время изоляции которых известно (примерно 100 лет).

Материал был собран в конце 1974 г. на о. Беринга (180 экз.) и п-ове Камчатка (Авачинская сопка — 50 экз.), откуда берет начало популяция о. Беринга. Параллельно была изучена серия взрослых полевок из Канады, хранящаяся в музее Института экологии растений и животных УНЦ.

Исследование проводилось в трех направлениях: а) сравнение экологической структуры популяций (характер динамики численности, ход размножения, возрастная структура); б) косвенное изучение фенетическим методом генетического своеобразия популяций; в) сравнение фенотипа островной и материковой популяций (окраска, линейные размеры, весовые характеристики).

При изучении фенетики популяции были взяты сначала 6 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 (рис. 1); 6) вариации строения коренного зуба M^3 . Параллельно изучалась изменчивость M_1 (качественное сопоставление). Выделение морфотипов коренных зубов проводилось по количеству выступающих и входящих углов с наружной и внутренней стороны зуба. Было обнаружено, что первый признак зависит от возраста (рис. 2). Неясные возрастные изменения наблюдаются и по 4 признаку, поэтому 1 и 4 признака были исключены из дальнейшей работы.

Сравнение распределения частот выделенных фенотипов островной и материковой популяций показало достоверные различия по всем признакам (по признакам: 2— $\chi^2=13,69$ ($p < 0,01$); 3— $\chi^2=8,75$ ($p < 0,05$); 5— $\chi^2=20,93$ ($p < 0,001$); 6— $\chi^2=20,54$ ($p < 0,001$)).

Интересно качественное сопоставление изменчивости M^3 в этих популяциях. Строение M^3 в командорской популяции в целом проще, чем на Камчатке (6 морфотипов простого и 1 сложного строения). По камчатской выборке можно отметить несколько большую сложность рисунка зуба, но меньшее его качественное разнообразие (4 простых морфотипа и 2 сложных). На Камчатке обнаружен специфический морфотип Н,

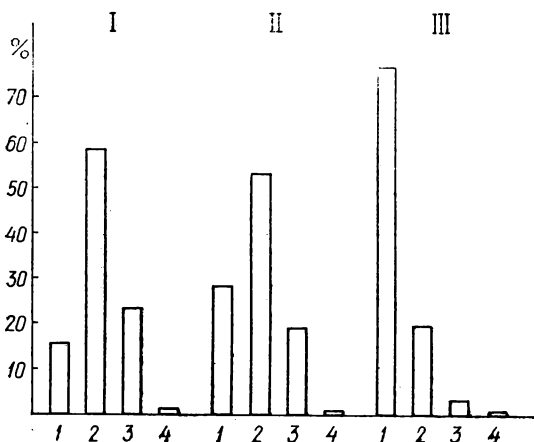


Рис. 1. Изменение числа отверстий на лобной кости с возрастом
 I — молодые сеголетки; II — взрослые сеголетки;
 III — старые перезимовавшие полевки; 1—4 — классы по числу отверстий

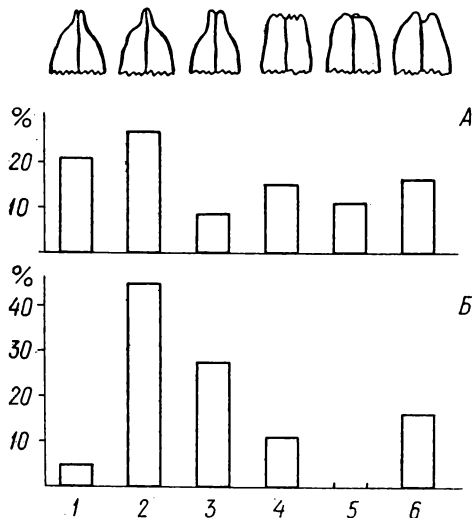


Рис. 2. Распределения частот вариаций формы впадения носовых костей в лобную: -
 А — командорская популяция; Б — камчатская популяция. 1—6 — фены формы носовых костей

**Изменчивость рисунка жевательной поверхности
третьего коренного зуба верхней челюсти (M³)**

Место взятия выборки	n	Морфотипы строения жевательной поверхности M ³ , %								
		A	B	C	D	E	F	G	H	I
о. Беринга	151	30	28	21	9	5	4	3	—	—
Камчатка	50	56	16	20	2	—	2	—	4	—
Канада	9	56	22	—	—	—	—	—	11	11

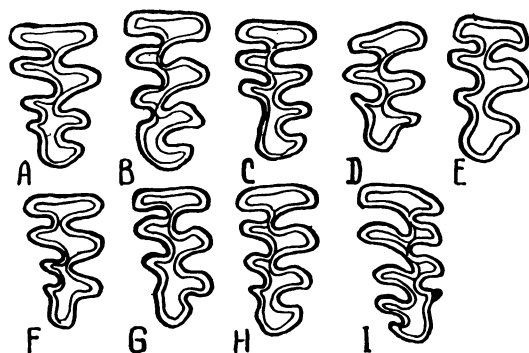


Рис. 3. Вариации строения третьего верхнего
коренного зуба (А—I)

который не обнаружен в командорской популяции, но при этом отсутствуют морфотипы крайне простого строения Е и G, найденные в популяции о. Беринга (см. табл. рис. 3). Однако, несмотря на количественные различия по встречаемости различных морфотипов, гомология морфотипов M³ островной и материковой популяций не вызывает сомнения.

Сравнение изменчивости M₁ у материковых и островных зверьков показывает полное качественное сходство между ними (присутствие одних и тех же вариаций в обеих выборках). Из-за того, что количество морфотипов строения M₁ не-

велико, для M_1 нельзя было провести оценку достоверности различий по χ^2 , однако, достаточно близкие частоты встречаемости вариаций в этих выборках говорят и о количественном сходстве обеих популяций по M_1 (Камчатка: 1—75±±6,5%; 2—23±6,3%; 3—2±2,1%; о. Беринга: 1—74±±3,4%; 2—17±±2,9%; 3—9±±2,2%).

Сопоставление строения M_1 и M^3 обеих популяций с выборкой из Канады показывает существенную разницу (особенно по M_1) между ними. Таким образом, качественное сходство рисунка жевательной поверхности этих зубов, установленное у командорских и камчатских полевков и высокая степень дифференциации этих форм от канадских полевков, подтверждает единое происхождение камчатских и командорских красных полевков (Огнев, 1950).

Как показало изучение остальных популяционных характеристик, изолированная не менее, чем в течение 100 лет командорская популяция красной полевки адаптировалась к жизни на острове и приобрела специфические островные черты фенооблика (более крупные размеры самцов, относительно большая длина ступни, относительно большие размеры черепа и т. д.).

Исходя из принципа основателя, можно было ожидать сужение диапазона изменчивости в островной популяции. Однако, он оказался не ниже, чем у материковых зверьков.

Различия по частотам встречаемости фенотипов между островной и материковой популяциями довольно велики, т. е. с большой вероятностью можно полагать, что генетическая структура островной популяции за время вековой изоляции существенно изменилась. Не следует, однако, забывать, что эти различия определяются отсутствием или наличием отдельных биологически мало значимых признаков. Возможно, что отдельные признаки (например, некоторые варианты рисунка жевательной поверхности зубов) были утеряны островными зверьками в силу случайного подбора основателей.

Таким образом, хотя пространственная изоляция популяций ведет к возникновению различий в их генетической структуре, эти различия улавливаются только по биологически второстепенным и, по-видимому, олигогенным признакам. Последнее, возможно, обусловлено генетико-автоматическими процессами и отсутствием по этим признакам интенсивного отбора (в силу их малой биологической значимости). Напротив, по признакам, имеющим полигенную природу наследования (например, метрические признаки), размах варьирования

за счет изоляции не уменьшился. Из сказанного следует, что принцип основателя, по-видимому, проявляется не на полигенных признаках, а на моно- или олигогенных. Некоторые морфологические особенности, отмеченные у островной популяции, на наш взгляд, не превышают уровня межпопуляционных различий, и позволяют отнести командорскую популяцию к подвиду *Clethrionomys rutilus jochelsoni* (Allen, 1903).

Приведенные исследования наглядно показывают применимость фенетических методов для решения различных теоретических и практических задач.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяции рыжей полевки на южной границе ареала. — В кн.: Популяционная изменчивость животных. — «Труды ин-та экологии раст. и животн.». УНЦ АН СССР. Вып. 96. Свердловск, 1975.

Крылов Д. Г., Яблоков А. В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber). — «Зоол. ж.», т. 51, вып. 4, 1972.

Ларина Н. И., Лапшов В. А., Полегаев С. Н. К изучению полиморфической изменчивости надвида *Microtus arvalis*. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 2(4). Изд-во Саратов. ун-та, 1973.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны, т. 7. М., 1950.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», 1966.

Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*. — *Genet. Res.*, 4, Cambridge, 1963.

Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. — *Proc. Zool. Soc. London*, v. 140, N 4, 1963.

Berry R. J., Jakobson M. E. Ecological genetics of an island population of the House mouse (*Mus musculus*). — *J. Zool.* 1975, 175, London.

Deol M. S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XIV. Minor variation of the skull. — *J. Genet.*, v. 53, 1955.

Psenicka P., Jurin J. Pozorovani 100 pripadu utvareni circulus (Willisi) u opice *Macaca mulatta*. — *Ceskosl. morfol.*, v. 12, N 3, 1964.

Tu Chin. A. femoralis and its branches in *Macacus cyclopsis*. — *Acta med. nagasakiensis*, 1963, v. 7, N 3—4.