

ПОЛЕВКИ ГРУППЫ *MICROTUS ARVALIS* В ЗОНАХ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НЕБЛАГОПОЛУЧИЯ: МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

© 2001 г. Э. А. Гилёва, академик В. Н. Большаков, Л. Э. Ялковская

Поступило 29.08.2001 г.

Хромосомные виды-двойники *Microtus arvalis sensu stricto* Pallas, 1779 ($2n = 46$) и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 ($2n = 54$) находятся в центре внимания зоологов-эволюционистов и экологов уже четыре десятилетия. Филогенетические отношения между ними остаются во многом неясными, поскольку их видовая самостоятельность, подтвержденная гибридологическими экспериментами и цитогенетическим анализом, сочетается с высокой степенью фенотипического сходства, сходной биотопической приуроченностью и симпатрическим распространением. До последнего времени в природных популяциях симпатрирующих *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* не было обнаружено ни одного межвидового гибрида, хотя разными исследователями было карiotипировано в общей сложности не менее тысячи особей из таких популяций [1–3].

В экспериментах по скрещиванию *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*, проведенных М.Н. Мейер [1, 3] и В.М. Малыгиным [2], наблюдалось значительное снижение плодовитости неконспецифичных пар, но все же были получены гибриды, оказавшиеся бесплодными при возвратных скрещиваниях, в которых было исследовано более чем по 100 самок и самцов F_1 . Как и следовало ожидать на основании правила Холдена, гаметогенез был угнетен значительно сильнее у гибридных самцов, чем у самок. Сперматогенез был блокирован на стадии первичных сперматоцитов; конъюгация хромосом в пахитене и диакинезе нарушена гораздо сильнее, чем можно было бы ожидать, исходя из гомологичности большей части хроматина родительских видов, выявляемой с помощью дифференциальной окраски [1, 2, 4]. У самок F_1 М.Н. Мейер не обнаружила ни одного случая беременности [3], и, хотя у некоторых из них оогенез протекал до стадии граафова пузырька, овуляция ни разу не наблюдалась [5].

Таким образом, в лабораторных условиях степень репродуктивной изоляции между обыкновенной и восточноевропейской полевками весьма высока. Однако есть основания считать, что результативность скрещивания близких видов может варьировать в зависимости от биотических и абиотических условий среды [6]. Особый интерес представляют взаимоотношения между близкими видами в условиях экологического стресса – именно такая ситуация имеет место у *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*, симпатрирующих в ряде местностей Урала, подвергшихся сильному техногенному загрязнению химическими и радиоактивными агентами. К тому же здесь проходит восточная граница ареала *M. rossiaemeridionalis*, что также повышает вероятность среднего стресса. Из исследованных нами 15 локалитетов Среднего и Южного Урала (от $51^{\circ}08'$ до $57^{\circ}21'$ с.ш. и от $53^{\circ}28'$ до $62^{\circ}08'$ в.д.) совместное обитание видов-двойников обыкновенной полевки наблюдалось в пяти, и в двух из них были обнаружены гибридные самки. В предыдущей публикации на эту тему подробно описаны 14 исследованных нами местонахождений, отмечено преобладание на Урале *M. arvalis* (форма “*obscurus*”) и указано, что восточноевропейская полевка, в большей степени склонная к синантропности, в основном обитает в местностях с повышенным содержанием радионуклидов в среде. Именно в такой местности (окрестности поселка Озерный Режевского района Свердловской области, $57^{\circ}19'$ с.ш., $61^{\circ}14'$ в.д.) в 1998 г. была поймана самка с состоявшим из 50 хромосом карiotипом, гибридный характер которого был подтвержден с помощью G-окрашивания [4]. Она обитала в исключительно неблагоприятных условиях – на участке площадью около 300 м^2 , поросшем редким березняком и сорняками и окруженном зоной техногенной пустыни шириной 800–1000 м, где в течение более чем 40 лет хранились торийсодержащие отходы. К тому же Озерный расположен в пределах радиогеохимической аномалии, которая отличается повышенным – в десятки и сотни раз выше фонового – содержанием радия, тория и урана в природных средах, в том числе в почве. Гамма-фон

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов в печени видов-двойников *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* из разных местностей Урала

Вид	Место отлова	Число животных	Содержание металлов в печени, мкг/г сухой массы			
			цинк	медь	свинец	кадмий
<i>M. arvalis</i>	Окрестности с. Байны	12	68.8 ± 3.1	11.7 ± 0.5	0.2 ± 0.07	0.2 ± 0.03
	Заказник "Предуралье", Пермская обл.	12	84.1 ± 2.9	13.3 ± 0.5	2.1 ± 0.84	0.5 ± 0.12
	Биостанция УрГУ, Свердловская обл.	13	79.1 ± 8.1	10.7 ± 1.2	1.2 ± 0.35	0.1 ± 0.02
	д. Талица, Свердловская обл.	9	70.2 ± 7.9	12.5 ± 0.5	3.1 ± 0.65	0.1 ± 0.02
<i>M. rossiaemeridionalis</i>	Окрестности с. Байны	12	61.4 ± 1.5	10.7 ± 0.6	1.0 ± 0.27	0.2 ± 0.05
	Ботанический сад, г. Екатеринбург	35	83.6 ± 3.0	12.7 ± 0.8	2.0 ± 0.36	0.4 ± 0.05
	д. Кристалка, Оренбургская обл.	13	75.0 ± 5.7	10.6 ± 1.4	4.2 ± 2.28	0.5 ± 0.15
	д. Старобогдановка, Оренбургская обл.	10	106.5 ± 15.9	14.4 ± 3.0	3.3 ± 2.98	0.3 ± 0.13

в месте отлова составлял 107 мкР/ч. Таким образом, можно предполагать, что межвидовое скрещивание было индуцировано необычными условиями обитания, нарушившими механизмы репродуктивной изоляции видов-двойников [4]. Вновь полученные данные подтверждают это предположение.

В июне 2000 г. мы обнаружили новое совместное местонахождение видов-двойников в окрестностях села Байны Богдановичского района Свердловской области (56°42' с.ш., 62°08' в.д.), которое расположено в хвостовой части Восточно-Уральского радиоактивного следа, возникшего в результате аварии на химкомбинате "Маяк" в 1958 г. Исходное загрязнение стронцием-90 равнялось 1.7 Ки/км², в настоящее время оно составляет в среднем 0.3 Ки/км² [7], что примерно в 4 раза превышает глобальный уровень [8]. Однако радиоактивность распределена в среде обитания полевых мозаично; об этом свидетельствуют различия в содержании Sr-90 в костно-мышечной ткани кариотипированных животных: оно составляло менее 27 Бк/кг сухой массы у обыкновенной полевки, что соответствует глобальному уровню, и 165 Бк/кг сухой массы у восточноевропейской, что близко к концентрации Sr-90 в тканях микротин, обитающих вблизи химкомбината "Маяк" [9]. Бета-радиометрический анализ выполнен на кафедре радиохимии УГТУ. В 2000 г. 15 обыкновенных и 12 восточноевропейских полевок были отловлены в пойменных зарослях березы, осины и ольхи, а также на сыром разнотравно-злаковом лугу. В результате повторного отлова в этих локалитетах, проведенного в июне 2001 г., было поймано 72 обыкновенных полевок, одна восточноевропейская полевка и самка с гибридным кариотипом (2n=50), включавшим 6 крупных двуплечих хромосом, 8 малых метацентриков и 36 акроцентрических хромосом, что соответствует сумме гаплоидных наборов *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*. Судя по морфологии черепа, гибрид-

ная самка относилась к сеголеткам, т.е. ее возраст не превышал 3 месяцев.

Напомним, что гибридная самка из Озерного, будучи в остальном фенотипически нормальной, имела недоразвитые яичники и матку и, скорее всего, была полностью стерильной [4]. В случае гибридной полевки, отловленной вблизи села Байны, ситуация была существенно иной. В ее яичниках были обнаружены шесть деградировавших желтых тел, а в матке, стенки которой были заметно утолщены, имелись два плацентарных пятна, т.е. доимплантационная гибель составляла 66.7%, в то время как у *M. arvalis* она была в среднем равна 8.8% ($n = 17$), а у единственной беременной *M. rossiaemeridionalis* отсутствовала вовсе. Осталось неизвестным, закончилась ли беременность родами или имплантированные эмбрионы были резорбированы. В любом случае наша находка означает, что у гибридных самок возможно полное созревание яйцеклеток вплоть до овуляции и что некоторые яйцеклетки содержат наборы хромосом, достаточно сбалансированные для продуцирования эмбрионов, которые сохраняют жизнеспособность по меньшей мере до стадии имплантации. Оказалось, что в природе по крайней мере некоторые гибридные самки способны к зачатию и вынашиванию эмбрионов, хотя доимплантационная смертность детенышей очень высока.

Состояние половой системы двух гибридных полевок, обнаруженных нами в уральских локалитетах, свидетельствует о существовании заметной вариабельности репродуктивного статуса самок F₁ от скрещивания *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*. Эта ситуация согласуется с современными представлениями о том, что уровень фертильности межвидовых гибридов во многом зависит от аллельных и эпистатических взаимодействий между родительскими геномами [10]. От генетического бэкграунда родительских форм существенно зависит полнота синапсиса хромосом в мейозе гиб-

ридов и, следовательно, степень сбалансированности генотипов результирующих гамет, а также процессы созревания гамет и последующего оплодотворения. Образование полностью сбалансированных гамет у гибридных самок маловероятно, но до конца не исключено, в частности, в силу гомологичности многих хромосомных сегментов *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* [1, 4]. По-видимому, в очень редких случаях у гибридных самок возможно формирование и созревание генетически сбалансированных яйцеклеток и появление потомства от возвратных скрещиваний.

Вполне вероятно, что именно генетические процессы, специфические для уральских популяций видов-двойников обыкновенной полевки, приводят к нарушениям пре- и постзиготической репродуктивной изоляции и межвидовой гибридизации, которая не наблюдалась в других частях ареала, хотя на Урале в местах совместного обитания было поймано лишь 165 полевок (140 обыкновенных и 25 восточноевропейских), т.е. значительно меньше, чем в совместных местонахождениях на остальной части общего ареала. Если вблизи Озерного полевки находятся под влиянием не только радиационного, но и биотического стресса, то в окрестностях села Байны природные условия благоприятны для полевок; техногенное загрязнение химическими поллютантами здесь также не было обнаружено – содержание тяжелых металлов в печени зверьков было не выше обычных для региона уровней (табл. 1). В то же время повышенное содержание радионуклидов в природных средах обоих локалитетов позволяет предполагать, что гибридизация *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* была связана с мутациями, индуцированными радиацией. Хотя в расчете на одно поколение мутагенный эффект ионизирующего излучения в этих местностях был невелик (расчетная поглощенная доза на костный мозг полевок составляла не более 1 сГр в год), его воздействие было столь длительным (70–80 поколений), что в популяциях могли накапливаться мутации, ослабляющие генетический контроль за механизмами изоляции обыкновенной и восточноевропейской полевок. Кроме того, вполне возможно, что отдельные особи облучались значи-

тельно более высокими, чем в среднем, дозами вследствие мозаичности распределения радионуклидов в среде.

Таким образом, на примере *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* продемонстрировано, что гибридный потенциал близких видов млекопитающих может быть различным в природе и в экспериментальных условиях. В стрессовой экологической ситуации становится реальным поток генов между видами-двойниками, который, даже будучи крайне ограниченным, должен способствовать сохранению их фенотипического сходства.

За помощь в отлове грызунов и приготовлении хромосомных препаратов искренне благодарим М.И. Чепракова, Е.Л. Щупак и О.В. Полявину.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 99-04-48965, 00-15-97952 и 01-04-96408).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Обыкновенная полёвка: виды-двойники / Под ред. В.Е. Соколова, Н.В. Башениной. М.: Наука, 1994. 432 с.
2. Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука, 1983. 206 с.
3. Мейер М.Н., Голенцев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1996. Т. 232. 319 с.
4. Гилева Э.А., Большаков В.Н., Полявина О.В., Чепраков М.И. // ДАН. 2000. Т. 371. № 1. С. 134–137.
5. Зыбина Е.В., Схолль Е.Д. // Цитология. 1972. Т. 13. № 4. С. 433–437.
6. Hatfield T., Schluter D. // Evolution. 1999. V. 53. № 3. P. 866–873.
7. Восточно-Уральский радиоактивный след. Проблемы реабилитации населения и территорий Свердловской области / Под ред. В.Н. Чуканова. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2000. 283 с.
8. Чернобыльская катастрофа / Под ред. В.Е. Барьяхтара. Киев: Наук. думка, 1995. 568 с.
9. Ялковская Л.Э. Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. Сб. тр. конф. молодых ученых-экологов Урал. региона. 2–3 апр. 1999. Екатеринбург: Екатеринбург, 1999. С. 218–219.
10. Orr H.A. // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1997. V. 28. P. 195–218.