

УДК 574.3:575.2:576.3

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ОКРАСОЧНЫХ МОРФ В ПОЛИМОРФНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ И ГИПОТЕЗА АДАПТАЦИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА

© 2023 г. А. Г. Васильев^{1,*}, академик РАН В. Н. Большаков¹, И. А. Васильева¹, Н. В. Синева¹

Поступило 12.12.2022 г.

После доработки 29.12.2022 г.

Принято к публикации 30.12.2022 г.

Впервые установлена разная продолжительность жизни у представителей трех окрасочных морф (бурой, двуцветной, черной) в 10 популяциях обыкновенной слепушонки Поволжья, Урала и Зауралья. При наибольшей длительности жизни вида – 5 лет, численно преобладающие в популяции морфы способны жить на 1–4 года дольше, чем сопутствующие. Коэффициент корреляции Спирмена между наибольшей длительностью жизни морф и их долей в популяции составил $R_{sp} = 0.81$ ($p < 0.0001$). Выявлен ряд морфофункциональных особенностей окрасочных морф. Полученные результаты имеют общебиологическое значение, подтверждая гипотезу адаптационного полиморфизма, и позволяют оценить эволюционно-экологические механизмы формирования селективных преимуществ морф (как вероятных экоморф), используя их в качестве природной модели начального этапа симпатрического формообразования в разных частях ареала.

Ключевые слова: адаптационный полиморфизм, продолжительность жизни, географическая изменчивость, окраска меха, обыкновенная слепушонка

DOI: 10.31857/S2686738922601035, EDN: QFVBRE

Проблема возникновения и механизма поддержания в популяциях адаптационного полиморфизма многие годы дискутируется после пионерных исследований Н.В. Тимофеева-Ресовского и Ю.М. Свирижева [1, 2], выполненных на морфах окраски двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*). Усилению интереса к проблеме полиморфных популяций способствовали открытия полиморфизма окраски обыкновенного хомяка в северных районах Башкирии [3], феномена промышленного меланизма березовой пяденицы в Англии [4], приспособительного полиморфизма окраски у ряда видов тропических моллюсков [5, 6]. В последние годы при анализе адаптивных процессов в популяциях успешно применяются методы молекулярной генетики [7, 8], однако, изучение адаптационного полиморфизма фенотипических признаков, в частности окраски покровов животных, по-прежнему актуально, поскольку они могут маркировать становление новых экоморф, способствующих быстрой адаптивному изменению популяционной структуры в изменяющихся природных условиях [8].

Цель исследования – проверка гипотезы адаптационного полиморфизма на основе оценки разной продолжительности жизни окрасочных морф обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas, 1770) в разных частях ареала с учетом их морфофункциональных особенностей в модельных полиморфных популяциях.

Материалом для работы прослужили результаты отловов вида в разных частях его ареала от Поволжья до южного Зауралья, включающие данные по 10 популяциям: 1 – самарская (заповедник “Самарская Лука”, Самарская обл.) – 35 экз.; 2 – тоцкая (окр. с. Тоцкое, Оренбургская обл.) – 36 экз.; 3 – кувандыкская (окр. г. Кувандык, Оренбургская обл.) – 137 экз.; 4 – бурангуловская (с. Бурангулово, Респ. Башкортостан) – 49 экз.; 5 – троицкая (г. Троицк, Челябинская обл.) – 51 экз.; 6 – кунашакская (с. Кунашак, Челябинская обл.) – 57 экз.; 7 – звериноголовская (с. Звериноголовское, Курганская обл.) – 26 экз.; 8 – куртамышская (п. Куртамыш, Курганская обл.) – 113 экз.; 9 – наурзумская (Наурзумский заповедник, Казахстан) – 50 экз.; 10 – омская (с. Москаленки, Омская обл.) – 50 экз. Общее число изученных особей – 604 экз.

В каждой популяции оценили соотношение долей трех морф – бурой, черной (меланистической) и переходной двуцветной (чепрачной).

¹ Институт экологии растений и животных Уральского Отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

*e-mail: vag.ipae.uran.ru

Таблица 1. Распределение особей трех окрасочных морф по возрастным группам в популяциях обыкновенной слепушонки и их доли, % (полужирным шрифтом выделены носители численно преобладающей в популяции морфы)

Популяции	Морфы окраски меха	Возрастные группы						Всего экз. (%)
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	
Самарская (Самарская обл., РФ)	Бурая	14	3	4	2	2	1	26 (74.3)
	Двуцветная	5	2	0	0	0	0	7 (20.0)
	Черная	2	0	0	0	0	0	2 (5.7)
Тоцкая (Оренбургская обл., РФ)	Бурая	0	0	0	0	0	0	0 (0)
	Двуцветная	27	7	2	0	0	0	36 (100.0)
	Черная	0	0	0	0	0	0	0 (0)
Кувандыкская (Оренбургская обл., РФ)	Бурая	52	37	29	10	1	0	129 (94.2)
	Двуцветная	7	0	0	0	0	0	7 (5.1)
	Черная	1	0	0	0	0	0	1 (0.7)
Бурангуловская (Респ. Башкортостан, РФ)	Бурая	1	1	0	0	0	0	2 (4.1)
	Двуцветная	5	2	6	1	0	0	14 (28.6)
	Черная	9	12	10	2	0	0	33 (67.3)
Троицкая (Челябинская обл., РФ)	Бурая	7	0	1	0	0	0	8 (15.4)
	Двуцветная	12	1	5	0	0	0	18 (34.6)
	Черная	21	3	1	0	1	0	26 (50.0)
Кунашакская (Челябинская обл., РФ)	Бурая	0	0	0	0	0	0	0 (0)
	Двуцветная	0	0	0	0	0	0	0 (0)
	Черная	39	8	5	3	1	1	57 (100.0)
Звериноголовская (Курганская обл., РФ)	Бурая	13	1	4	1	0	0	19 (73.1)
	Двуцветная	0	0	0	0	0	0	0 (0)
	Черная	4	2	1	0	0	0	7 (26.9)
Куртамышская (Курганская обл., РФ)	Бурая	4	6	13	9	2	0	34 (30.1)
	Двуцветная	12	3	2	3	0	0	20 (17.7)
	Черная	28	10	11	7	2	1	59 (52.2)
Омская (Омская обл., РФ)	Бурая	10	1	1	1	0	0	13 (25.5)
	Двуцветная	16	2	5	1	1	0	25 (49.0)
	Черная	5	2	5	1	0	0	13 (25.5)
Наурзумская (Наурзумский запов., Казахстан)	Бурая	19	3	2	7	1	0	32 (100.0)
	Двуцветная	0	0	0	0	0	0	0 (0)
	Черная	0	0	0	0	0	0	0 (0)

Возраст животных определяли по методике Н.Г. Евдокимова [9], используя относительную длину корней первого щечного зуба нижней челюсти. Выделили шесть возрастных групп: 0+ – сеголетки, 1+ – однолетки, 2+ – двухлетки, 3+ –

трехлетки, 4+ – четырехлетки, 5+ – пятилетки. Для каждой морфы в каждой популяции оценили долю встречаемости (%) и наибольший возраст ее особей. Данные о распределении морф по возрастным группам и их долях в популяции приве-

дены в табл. 1. Ранее в виварии установили, что продолжительность жизни обыкновенной слепушонки не превышала 62 мес (5 лет) [10].

Из данных табл. 1 видно, что в двух южных полиморфных популяциях (самарской и кувандыкской) преобладает бурая морфа. Зверьки двуцветной (чепрачной) морфы представлены в них сеголетками (0+) и годовальными (1+) животными, а особи черной морфы относятся только к группе сеголеток (0+). При этом зверьки бурой окрасочной морфы в этих популяциях, как правило, достигают возраста 4–5 лет. В тоцкой популяции встречены только особи одной двуцветной переходной морфы, но не старше трех лет. В бурангуловской популяции преобладают особи двуцветной и черной морф, которые доживают до 3 лет, тогда как особи сопутствующей бурой морфы встречаются редко и доживают до 1 года. В звериноголовской популяции встречены только бурые и черные животные, но бурые живут на 1 год дольше, доживая до 3 лет, причем животные двуцветной морфы здесь не были обнаружены, что допускает некоторую вероятность ассортативного скрещивания бурых и черных слепушонок в этой популяции. В куртамышской популяции преобладают черные особи, причем здесь они доживают до 5 лет, бурые достигали 4 лет, а особи двуцветной окраски на всем материале из этого района были не старше 3 лет. На севере ареала в Челябинской области животные кунашакской популяции представлены только меланистами, доживающими до 5-летнего возраста. На юге Зауралья в Костанайской области Казахстана в наурзумской популяции (Наурзумский заповедник) встречены лишь животные бурой морфы, доживающие до 4 лет. Мы полагаем, что мономорфизм окраски слепушонок из северной (кунашакской) и наиболее южной (наурзумской) популяций Зауралья является результатом фиксации в них соответствующих морф, наиболее адаптированных к местным условиям и имеющих наибольшую длительность жизни.

Коэффициент ранговой корреляции Спирмена, вычисленный по данным приведенной таблицы между показателями наибольшей продолжительности жизни конкретной морфы (максимальное число лет) и ее долей (%) в популяции, составил $R_{sp} = 0.81$ ($p < 0.0001$).

Таким образом, нами установлено, что в полиморфных по окраске меха популяциях обыкновенной слепушонки животные преобладающей морфы обычно имеют не только большую численность, но и большую продолжительность жизни по сравнению со зверьками сопутствующих (встречающихся реже) морф. Последнее прямо свидетельствует об адаптивном характере морф окраски и присущих ей свойств фенотипа слепушонок. Вероятно, основная численно преоблада-

ющая морфа в конкретной популяции наиболее адаптирована к локальным условиям. Сопутствующие морфы представляют собой резервные “генотипы”, которые, в свою очередь, в отличающиеся по погодным условиям аномальные годы могут быть востребованы популяцией для поддержания ее численности, если численно преобладающая морфа временно станет инадаптивной. Если аномальный эколого-климатический тренд усилится или будет сохраняться в течение нескольких лет, в популяции возрастет частота той окрасочной морфы, которая окажется более приспособленной. Поэтому доля носителей морфы, бывшей ранее резервной, а также длительность жизни ее представителей будет возрастать, а у прежде преобладавшей морфы, напротив, сократится. Можно полагать, что в разных частях ареала одноименные окрасочные морфы обладают разными адаптивными свойствами. Более того, по мере изменения локальных условий во времени может происходить смена доминирования и адаптивных свойств у представителей той или иной морфы.

Сравнение собственных и литературных данных о соотношении окрасочных морф в разных популяциях обыкновенной слепушонки подтверждает эффект возрастания доли меланистов на северной границе ареала вида на Южном Урале. Последнее хорошо согласуется с обнаруженным С.М. Гершензоном [3] аналогичным эффектом распространения и увеличения доли меланистов обыкновенного хомяка в популяциях на севере лесостепной зоны. Ранее Н.Г. Евдокимов и соавт. [11] установили, что в полиморфной по окраске меха куртамышской популяции слепушонки с 1985 по 1999 г. направленно росла доля особей черной морфы и снижалась доля бурой. Коэффициент ранговой корреляции между встречаемостью долей бурой и черной морф за эти годы составил $r = -0.90$ ($p < 0.0001$), тогда как между ними и долей двуцветной морфы значения коэффициентов корреляции были невелики и статистически не значимы. При анализе временного ряда наблюдений выявлены значимый положительный коэффициент линейной корреляции между долей зверьков черной морфы и средней температурой октября ($r = 0.68$; $p < 0.0049$) и ее отрицательная корреляция с долей бурой морфы ($r = -0.71$; $p < 0.0029$) [11]. Такой же результат получен и при оценке корреляции суммы осадков в июне с долями черной ($r = 0.67$; $p < 0.0064$) и бурой ($r = -0.72$; $p < 0.0023$) морф. Таким образом, у слепушонки проявилась связь полиморфизма окраски с общей влажностью среды обитания в начале лета и осенней температурой года.

Генетический анализ, проведенный ранее М.И. Чепраковым и соавт. [12], показал, что проявление окрасочных морф слепушонки имеет в своей основе генетическую природу, что дает нам

основания предположить положительный отбор особей-меланистов при возрастании влажности среды [11]. Тем не менее генетические и вероятные эпигенетические факторы данного явления до конца не установлены и требуют дальнейшей экспериментальной проверки.

Проведенный ранее анализ морфофункциональных особенностей строения нижней челюсти окрасочных морф в моно- и полиморфных популяциях слепушонки показал, что различия в форме мандибул у разных морф отчетливо проявляются как при сравнении разных популяций, так и при сравнении зверьков разных морф внутри одной полиморфной популяции [13]. Полиморфные популяции имеют конфигурации мандибул, не позволяющие достигать при обработке корма таких же усилий, как это наблюдается у специализированных мономорфных. Однако в полиморфных популяциях за счет перераспределения кормообрабатывающих функций между морфами происходит расширение их общих популяционных трофических возможностей и возрастает стабильность развития [13].

Полученные результаты хорошо согласуются с гипотезой адапционного полиморфизма в отношении морф окраски слепушонки, позволяя рассматривать их как модели вероятных экроморф [8] в разных частях ареала вида. Анализ этого феномена методами геометрической морфометрии далее позволит выявить функциональные особенности морф, дающие им селективные преимущества в локальных популяциях, и природе эволюционно-экологического механизма адапционного полиморфизма, имеющего общебиологическое значение в качестве особой модели начального этапа симпатрического формообразования.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что не имеют конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят к.б.н. Н.Г. Евдокимова за предоставленный материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Timofeev-Ressovsky N.W.* Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* // Biol. Zbl. 1940. Bd. 60. (3/4). S. 130.
2. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежнев Ю.М.* Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* // Проблемы кибернетики, 1965. Т. 16. С. 137–146.
3. *Gershenson S.M.* Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamsters (*Crictus cricetus*). I., II // Genetics. 1945. V. 30. P. 207–252.
4. *Kettlewell H.B.D.* Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera // Heredity. 1955. V. 9. P. 323–342.
5. *Шеннард Ф.М.* Естественный отбор и наследственность. М.: “Просвещение”, 1970.
6. *Cain A.J.* The scoring of polymorphic colour and pattern variation and its genetic basis in molluscan shells // Malacologia. 1988. V. 28. (1–2). P. 1–15.
7. *Salzburger W.* Understanding explosive diversification through cichlid fish genomics // Nature Reviews Genetics. 2018. V. 19. (11). P. 705–717.
8. *Coelho P., Kaliontzopoulou A., Sousa P., et al.* Reevaluating scorpion ecomorphs using a naïve approach // BMC Ecology and Evolution. 2022. V. 22. № 17. P. 1–10.
9. *Евдокимов Н.Г.* Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2001.
10. *Кропачева Ю.Э., Чепраков М.И., Синева Н.В., и др.* Размеры тела и зубов обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зависимости от возраста и условий обитания // Зоол. журнал. 2017. Т. 96. № 11. С. 1419–1424.
11. *Евдокимов Н.Г., Синева Н.В., Васильев А.Г.* Многолетний тренд увеличения доли меланистов в Курганской популяции обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) на фоне изменения климата Зауралья // Экология. 2017. № 4. С. 312–314.
12. *Чепраков М.И., Евдокимов Н.Г., Глотов Н.В.* Наследование окраски меха у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1552–1558.
13. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., et al.* Морфоразнообразие моно- и полиморфных популяций обыкновенной слепушонки: реализуется ли “принцип компенсации” Ю.И. Чернова внутри популяции? // Доклады Академии наук. 2016. Т. 468. № 1. С. 118–121.

THE LIFETIME OF COLOUR MORPHS IN THE POLYMORPHIC POPULATIONS OF THE MOLE VOLE AND THE HYPOTHESIS OF ADAPTIVE POLYMORPHISM

A. G. Vasil'ev^{a,#}, Academician of the RAS V. N. Bol'shakov^a, I. A. Vasil'eva^a, and N. V. Sineva^a

^a Federal State Budgetary Institution of Science Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

[#]e-mail: vag@ipae.uran.ru

For the first time, different lifetime was established in representatives of three colour morphs (brown, bicolor, black) in 10 populations of the Mole Vole of the Volga region, the Urals and the Trans-Urals. With the longest life span of the species – 5 years, numerically dominant morphs in the population are able to live 1–4 years longer than the accompanying ones. Spearman's correlation coefficient between the longest life span of morphs and their proportion in the population was $R_{sp} = 0.81$. A number of morphofunctional features of colour morphs have been identified. The results obtained have general biological significance, confirming the hypothesis of adaptive polymorphism, and allowing us to evaluate the evolutionary and ecological mechanisms of the formation of selective advantages of morphs (as probable ecomorphs), using them as a natural model of the initial stage of sympatric formation in different parts of the range.

Keywords: adaptive polymorphism, lifetime, geographical variability, fur colour, Mole Vole