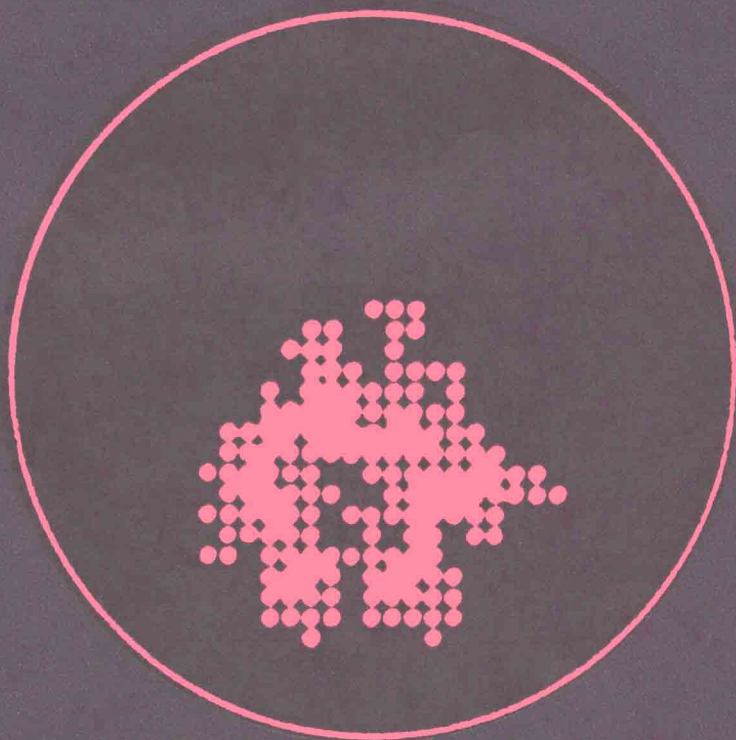


ПОПУЛЯЦИОННАЯ  
ЭКОЛОГИЯ  
И ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ЖИВОТНЫХ



ПОПУЛЯЦИОННАЯ  
ЭКОЛОГИЯ  
И ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

УДК 591.5+575.22

**Популяционная экология и изменчивость животных.** Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обсуждаются проблемы популяционной изменчивости животных как в пространственном, так и во временном аспектах, освещаются новые данные по экологии некоторых видов животных. Основное внимание уделено изучению изменчивости морфологических, морфофизиологических, кариологических и экологических признаков животных, особенностям приспособления мелких млекопитающих к горным условиям, структуре и динамике популяций в различных регионах.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, экологов и студентов биологических факультетов.

Ответственные редакторы  
Л. Н. Добринский, Э. А. Гилева

---

© УНЦ АН СССР, 1979. П  $\frac{21008-912}{055(02)7}$  21—1979

Э. А. ГИЛЕВА, И. А. ВАСИЛЬЕВА, В. Г. ИЩЕНКО,  
А. В. ПОКРОВСКИЙ

## К ВОПРОСУ О СВЯЗИ МЕЖДУ ЧИСЛОМ ХРОМОСОМ И ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПОЛЕВОК РОДА *MICROTUS*

Усовершенствование цитологических методов в последние два десятилетия привело к небывалому расцвету частной кариологии. Описаны хромосомные наборы многих растений и животных, а для некоторых групп видов достаточно убедительно показаны цитогенетические механизмы эволюционного преобразования кариотопов (Patterson, Stone, 1952; Koulischer и др., 1972; Pathak и др., 1973). Однако фундаментальные закономерности эволюции хромосомных наборов остаются в основном неизвестными; так, практически не исследована относительная роль естественного отбора и случайных процессов в хромосомной эволюции. В связи с этим интересна попытка оценить адаптивное значение числа хромосом в наборе.

Принято считать, что возрастание числа хромосом (и тем самым числа групп сцепления) должно увеличивать изменчивость фенотипических признаков в силу повышения комбинативных возможностей генома (Darlington, 1939; Stebbins, 1971; Майр, 1973; Selander и др., 1974). Фактических данных по этому вопросу, насколько нам известно, нет, за исключением попытки Г. В. Никольского и Н. К. Каневской (1972) связать изменчивость количественных признаков с числом хромосом у рыб. Однозначное решение вопроса можно было бы получить путем сравнения степени фенотипической изменчивости у живущих в одинаковых условиях форм с идентичным генотипом, но с разным числом хромосом. Однако столь строгий подход не представляется реальным, хотя бы в связи с эффектом положения, сопровождающим хромосомные перестройки. Кроме того, в последние годы стало известно, что даже очень близкие в систематическом отношении формы, например подвиды, могут различаться по организации генома, в частности, по относительному содержанию уникальных и повторяющихся последовательностей нуклеотидов в ДНК (Мирошниченко и др., 1976; Hatch и др., 1976).

Цель настоящей работы — рассмотреть, существует ли взаимосвязь между числом хромосом и степенью изменчивости некоторых количественных признаков (краниологических и показателей окраски) у восьми видов и подвидов полевок рода *Microtus*. Мы заранее учли, что обнаружить такую взаимосвязь возможно лишь, если ее роль достаточно существенна по сравнению с влиянием других факторов, определяющих степень морфологической изменчивости (относительной роли генотипической и паратипической составляющих в общей изменчивости; числа генов, кодирующих тот или иной признак; частоты и локализации кроссинговера и т. д.).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованные для анализа животные были взяты из виварных развонок, происходящих от 8—12 основателей каждая. Только колония северосибирской полевки была разведена от двух пар животных, что привело к сравнительно высокой инбредности (коэффициент инбридинга равнялся в среднем 0,25). В остальных случаях средний коэффициент инбридинга был невелик (0,1—0,15). Были изучены следующие виды и подвиды: *Microtus oeconomus chahlovi* (Южный Ямал),  $2n=30$ ; *M. gregalis gregalis* (Южное Зауралье),  $2n=36$ ; *M. g. major* (Южный Ямал),  $2n=36$ ; *M. middendorffi* (Южный Ямал),  $2n=50$ ; *M. hyperboreus* (Северная Якутия),  $2n=50$ ; *M. car-ruthersi* (Гиссарский хребет),  $2n=54$ ; *M. juldaschi* (Памир, окрестности пос. Чечекты),  $2n=54$ ; *M. subarvalis* (окрестности г. Свердловска),  $2n=54$ . Все животные содержались в стандартных условиях вивария и были забиты в трех-, четырехмесячном возрасте. Хромосомные наборы сравниваемых форм были определены по общепринятым методикам. Среди краниологических показателей были изучены кондилобазальная длина, длина зубного ряда, скуловая ширина, межглазничный промежуток и высота черепа. Окраска описывалась с помощью белизны (процент отраженного шкуркой света по сравнению с абсолютно белым телом) и показателя оттенка (отношение коэффициента отражения в красной части спектра к белизне в процентах), которые определялись фотоколориметрическим методом (Покровский и др., 1962). Степень изменчивости каждого из перечисленных признаков была охарактеризована с помощью коэффициента вариации.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Коэффициенты вариации семи изученных признаков и их ошибки представлены в табл. 1 и 2. На рисунке показана зависимость коэффициентов вариации ( $C_v$ ) от числа хромосом ( $2n$ ) восьми исследованных форм *Microtus*; в подписях к ри-

Таблица 1

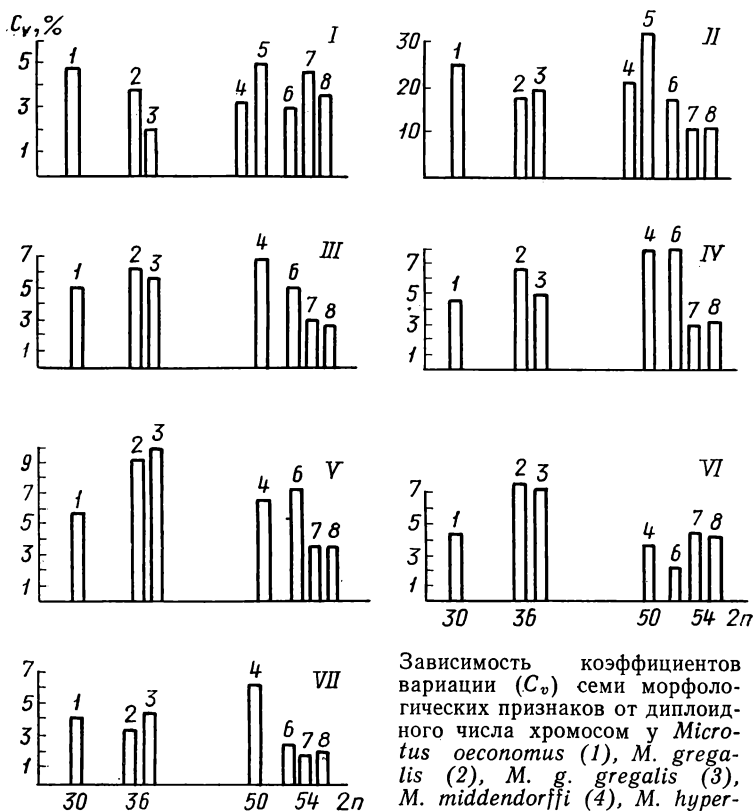
Коэффициенты вариации краниологических признаков и их ошибки  
у полевок рода *Microtus*

Вид, подвид	n	Кондило- базальная длина	Длина зубного ряда	Скуловая ширина	Межглаз- ничный промежу- ток	Высота черепа
<i>M. oeconomus chahlovi</i> 2n=30	70	4,90±0,41	4,45±0,37	5,58±0,47	4,40±0,36	4,36±0,37
<i>M. gregalis major</i> 2n=36	25	6,16±0,93	6,29±0,89	8,77±1,29	7,66±1,08	3,55±0,56
<i>M. gregalis gre- galis</i> 2n=36	54	5,51±0,55	4,83±0,46	9,53±1,03	7,14±0,69	5,65±0,49
<i>M. middendorffi</i> 2n=50	72	6,88±0,57	7,56±0,63	6,19±0,52	3,39±0,28	6,71±0,5
<i>M. carruthersi</i> 2n=54	39	2,72±0,28	3,04±0,31	3,16±0,32	4,52±0,46	2,04±0,20
<i>M. juldaschi</i> 2n=54	48	3,00±0,31	3,13±0,32	3,20±0,33	4,26±0,44	2,13±0,22
<i>M. subarvalis</i> 2n=54	34	4,99±0,61	7,60±0,92	6,67±0,81	2,15±0,26	2,87±0,35

Таблица 2

Коэффициенты вариации показателей окраски и их ошибки  
у полевок рода *Microtus*

Вид, подвид	n	Белизна	Показатель оттенка
<i>M. oeconomus chahlovi</i> 2n=30	92	24,5±1,8	4,8±0,4
<i>M. gregalis major</i> 2n=36	124	16,4±1,0	3,7±0,2
<i>M. gregalis gregalis</i> 2n=36	97	19,4±1,4	2,1±0,2
<i>M. middendorffi</i> 2n=50	92	22,6±1,7	3,3±0,2
<i>M. hyperboreus</i> 2n=50	160	32,4±1,8	5,3±0,3
<i>M. carruthersi</i> 2n=54	80	12,0±0,9	4,9±0,4
<i>M. juldaschi</i> 2n=54	81	12,3±1,0	3,7±0,3
<i>M. subarvalis</i> 2n=54	38	16,8±1,9	3,2±0,4



Зависимость коэффициентов вариации ( $C_v$ ) семи морфологических признаков от диплоидного числа хромосом у *Microtus oeconomus* (1), *M. gregalis* (2), *M. g. gregalis* (3), *M. middendorffi* (4), *M. hyperboreus* (5), *M. subarvalis* (6), *M. carruthersi* (7), *M. juldaschi* (8).

I — показатель окраски,  $r=0,15$ ,  $p=0,65$ ; II — белизна,  $r=-0,29$ ,  $p=0,78$ ; III — кондиллобазальная длина,  $r=-0,35$ ,  $p=0,82$ ; IV — длина зубного ряда,  $r=0,08$ ,  $p=0,58$ ; V — скуловая ширина,  $r=-0,34$ ,  $p=0,97$ ; VI — межглазничный промежуток,  $r=-0,10$ ,  $p=0,61$ ; VII — высота черепа,  $r=-0,52$ ,  $p=0,92$ .

сунку приведены коэффициенты корреляции ( $r$ ) между  $C_v$  и  $2n$  и вероятность отличия  $r$  от нуля ( $p$ ).

Из табл. 1, 2 и рисунка видно, что ни в одном случае не наблюдается достоверной корреляции между числом хромосом и степенью изменчивости краниологических признаков и показателей окраски. Достоверно наименьшие коэффициенты вариации большинства исследованных признаков обнаружены у памирской и арчевой полевков (кондиллобазальная длина, длина зубного ряда, скуловая ширина, высота черепа и белизна). Между тем диплоидное число хромосом у этих полевков, как и у *M. subarvalis*, наивысшее среди рассмотренных форм — 54. По-видимому, меньшая изменчивость морфологических признаков у памирской и арчевой полевков связана с большей степенью специализации и экстремальными условиями жизни этих форм,

определяющими существование жесткой адаптивной нормы. *M. juldaschi* и *M. carruthersi* — горные грызуны, обитающие на значительных высотах в условиях резких перепадов температур, высокой инсоляции, ограниченности пищевых ресурсов (последнее относится в основном к памирской полевке). У эвритопной *M. subarvalis*, имеющей то же число хромосом, вариабельность большинства изученных признаков сходна с их изменчивостью у остальных сравниваемых форм.

Таким образом, проведенный нами анализ не выявил связи между числом хромосом и степенью изменчивости морфологических признаков у восьми форм рода *Microtus*. Вероятнее всего, эта попытка оказалась неудачной потому, что вклад комбинативной изменчивости, определяемый числом групп сцепления, в общую вариабельность рассмотренных признаков невелик по сравнению с ролью других факторов, перечисленных выше. Полученные нами результаты свидетельствуют, в частности, о несомненной значимости генетических факторов в определении степени изменчивости: несмотря на продолжительное (три-четыре года) содержание всех сравниваемых форм в стандартных условиях вивария, памирская и арчевая полевки сохраняли заметно пониженную вариабельность большинства изученных признаков, возникшую, очевидно, в результате действия стабилизирующего отбора в экстремальных условиях среды.

На основании наших результатов было бы неправомерно отрицать адаптивную и эволюционную значимость числа хромосом в наборе. Весьма вероятно, что она связана в первую очередь с реорганизацией первичной структуры ДНК, сопровождающей хромосомные перестройки робертсоновского типа (основной цитогенетический процесс, ведущий к изменению числа хромосом у многих групп организмов). Эти перестройки по крайней мере в некоторых случаях приводят к потере или изменению доли повторяющихся полинуклеотидных последовательностей в ДНК, составляющих по современным представлениям основу регуляторной части генома (Comings, Avelino, 1972; Schnedl, Czaker, 1974). В то же время в последние годы складывается концепция, согласно которой видообразование и более крупные эволюционные события осуществляются в основном за счет преобразования регуляторной фракции ДНК, а не структурных генов (Wilson и др., 1975; Hatch и др., 1976). Поэтому поиски связей между числом хромосом, макроструктурой генома и эволюцией фенотипа представляются актуальными и перспективными.

#### ЛИТЕРАТУРА

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Мирошниченко Г. П., Вальехо-Роман К. М., Гилева Э. А. Внутривидовая изменчивость организации генетического материала у серой крысы *Rattus norvegicus* Berk.— Докл. АН СССР, 1976, т. 226, № 4, с. 947—950.



Никольский Г. В., Каневская Н. К. Некоторые данные о связи величины изменчивости признаков и свойств осетровых с характером их кариотипа.— *Вопр. ихтиологии*, 1972, т. 12, № 3, с. 422—429.

Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов.— *Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР*, вып. 29. Свердловск, 1962, с. 15—28.

Comings D. E., Avelino E. DNA loss during robertsonian fusion in studies of the tobacco mouse.— *Nature — N. Biol.*, 1972, vol. 237, № 76, p. 199.

Darlington C. D. The evolution of genetic systems. Cambridge University Press, 1939.

Hatch F. T., Bodner A. J., Mazrimas J. A., Moore D. H. Satellite DNA and cytogenetic evolution. DNA quantity, satellite DNA and karyotypic variations in kangaroo rats (*genus Dipodomys*).— *Chromosoma*, 1976, vol. 58, № 2, p. 155—168.

Koulišcher L., Tijskens J., Mortelmans J. Chromosomes and speciation in the superfamily Bovoidea.— *Genen en Phaenen*, 1972, vol. 15, № 2—3, p. 65—72.

Pathak S., Hsu T., Arrighi F. E. Chromosomes of Peromyscus (Rodentia, Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution.— *Cytogenetics and Cell Genetics*, 1973, vol. 12, N 5, p. 315—326.

Patterson J. T., Stone W. S. Evolution in the genus *Drosophila*. N. Y., McMillan, 1952.

Schnedl W., Czaker R. Centromeric heterochromatin and comparison of G-banding in cattle, goat and sheep chromosomes (Bovidae).— *Cytogenetics and Cell Genetics*, vol. 13, N 3, 1974, p. 246—255.

Selander P. K., Kaufman D. W., Baker R. J., Williams S. L. Genic and chromosomal differentiation in pocket gophers of the *Geomys bursarius* group.— *Evolution*, 1974, vol. 28, N 4, p. 557—564.

Stebbins D. L. Chromosomal evolution in higher plants. Addison — Wesley, Reading, Massachusetts, 1971.

Wilson A. C., Busch G. L., Case S. M., King M.—C. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution.— *Proc. Nat. Acad. Sci.*, vol. 72, N 12. Washington, 1975, p. 5061—5065.