

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ *MICROTUS ARVALIS* PALL. НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

© 2013 г. Е. А. Маркова, Л. Э. Ялковская, С. В. Зыков

Представлено академиком В.Н. Большаковым 08.06.2012 г.

Поступило 26.06.2012 г.

DOI: 10.7868/S0869565213010271

Актуальность эколого-генетических и морфологических исследований на границах видовых ареалов определяется теоретической и практической значимостью выявления механизмов адаптационного процесса в периферийных популяциях [1, 2]. На периферии ареала, где условия менее благоприятные, плотность популяции ниже, наблюдается периодическая изоляция групп на фоне низкой численности, что может приводить к снижению генетического и фенотипического разнообразия либо к повышению концентрации редких генетических признаков и мутаций и проявлению так называемой “скрытой изменчивости” [3, 4]. Однако периферийные в географическом отношении популяции не всегда являются экологически маргинальными [5]. Сравнение периферийных популяций с центральной частью ареала позволяет определять степень их генетической, фенотипической, физиологической специфики, что важно для ответа на вопрос о факторах, определяющих границы распространения того или иного вида.

В настоящее время проблема границ ареалов приобретает особое значение в связи с необходимостью моделирования ответа природных популяций в условиях возрастающего антропогенного воздействия [2]. Обычно данный вопрос рассматривается в контексте сохранения редких и исчезающих видов, однако деятельность человека прямо или косвенно способствует расширению ареалов многих видов и их расселению за пределы области естественного распространения.

Обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall.) – широко распространенный грызун фауны Северной Евразии, расселение которого часто связывают с антропогенной трансформацией местообитаний и непреднамеренной интродукцией [6]. На

Урале *M. arvalis* (кариоформа *obscurus*) встречается от зоны степей до юга северной тайги [7, 12]. Вблизи северной границы ареала (около 60° с.ш.) пригодные для вида открытые местообитания имеют ограниченное распространение.

Цель работы – оценить степень генетической и фенотипической специфики популяций *M. arvalis* вблизи северного предела распространения на Урале на основании анализа морфологической и хромосомной изменчивости.

В работе использованы материалы отловов, проведенных в 2011 г. на Северном Урале с целью уточнения границы распространения обыкновенной полевки, а также коллекционные материалы зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН. Точки сбора материала представлены на рис. 1.

Видовая принадлежность животных установлена в ходе цитогенетического анализа метафазных клеток костного мозга.

Рассматривали наличие хромосомной изменчивости – полиморфизм по пятой паре хромосом (субтелоцентрический либо акроцентрический варианты), а также встречаемость моносомии по X-хромосоме у самок [8]. Показателем стрессированности популяций служила хромосомная нестабильность (частота клеток с хромосомными aberrациями).

Для оценки фенотипической изменчивости выбраны одонтологические признаки, эволюционно значимые сдвиги в изменчивости которых у полевок могут быть прослежены на основании смены основных и резервных морфотипов щечных зубов во времени или пространстве [9]. Рассматривали морфотипы первого нижнего (m1) и третьего верхнего (M3) зубов [10, 11], а также определяли долю особей с асимметричным сочетанием морфотипов зубов.

В ходе отловов обнаружена новая точка обитания *M. arvalis obscurus*, которая является наиболее северной из известных в настоящее время на Урале, как описанных для *M. arvalis sensu lato* [7], так

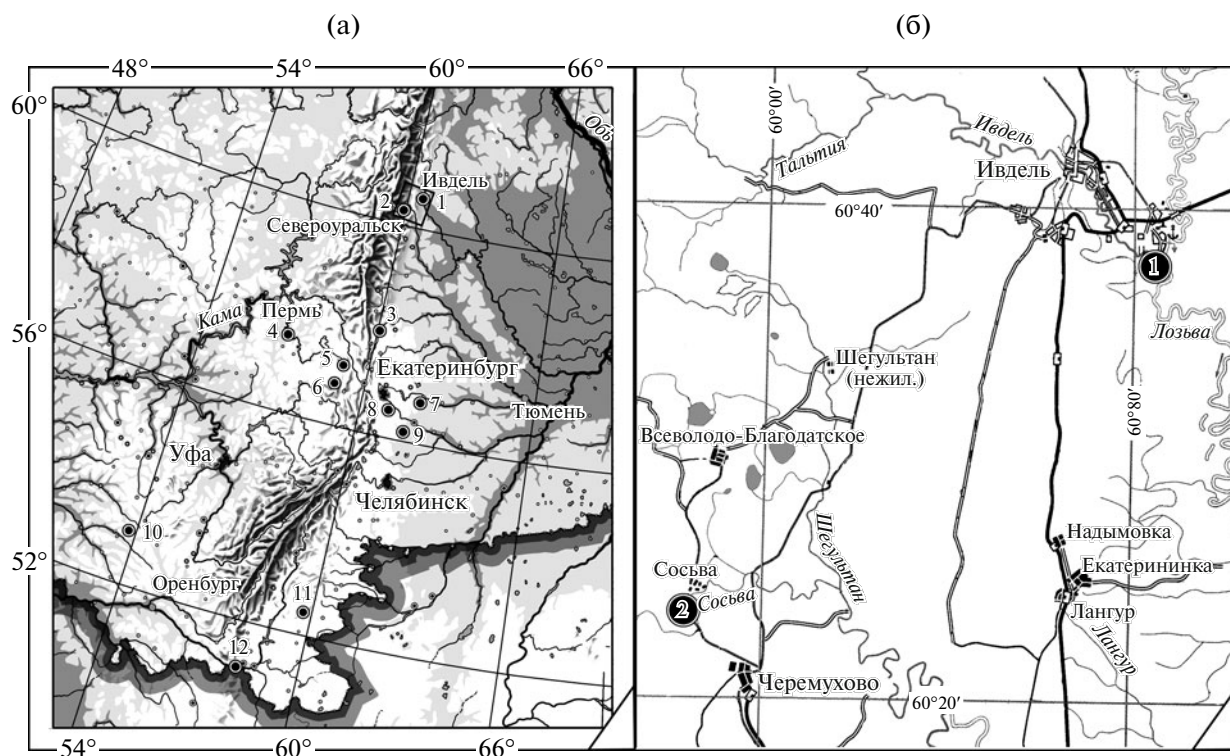


Рис. 1. Положение выборок *M. arvalis* (кариоформа *obscurus*) на карте Урала (а) и локалитеты, расположенные вблизи северной границы распространения вида в регионе (б). Номера локалитетов – см. табл. 1.

и для *M. arvalis sensu stricto* [12]. Локалитет Ивдель-3 (рис. 1) расположен на правом берегу р. Ивдель на пойменном сенокосном лугу близ жилой деревни (60°38'2" с.ш. 60°30'56" в.д.). Все особи полевок из группы “*arvalis*” имели кариотип *M. arvalis* кариоформа *obscurus* ($2n = 46$, $NFa = 68$).

На северном пределе распространения не обнаружено носителей акроцентрического варианта аутосомы 5, частота встречаемости которого на Урале относительно невысока (табл. 1). У самки в одном из северных локалитетов обнаружена моносомия по X-хромосоме, однако единичные особи с таким кариотипом отмечены и в других локалитетах, в частности, на Среднем Урале (табл. 1). В целом следует отметить отсутствие генетической специфики периферийных популяций *M. arvalis* по исследованным цитогенетическим параметрам.

Сопоставление структуры морфотипической изменчивости зубов *M. arvalis* на северном пределе распространения с локалитетами Среднего и Южного Урала (табл. 1) позволяет утверждать, что на границе ареала не наблюдается ни перехода резервных морфотипов в категорию основных, ни снижения частоты основных морфотипов и их перехода в категорию резервных. Основными морфотипами МЗ были *typica* и *duplicata*, m1 – морфотип I, наиболее типичный для данного вида. Редкие морфотипы, aberrantные вариации

либо аномалии в строении зубной системы в периферийных локалитетах обнаружены не были. Показатель фенотипического разнообразия μ [13] не демонстрировал снижения в направлении к северной границе ареала: статистически значимой связи с широтой не выявлено как по МЗ ($r = -0.16$, $p = 0.557$), так и по m1 ($r = 0.05$, $p = 0.858$). Доля особей с морфотипической асимметрией в периферийных локалитетах относительно невысока – 21% (табл. 1).

Связь частоты хромосомных aberrаций с широтой положительна, но статистически незначима ($r = 0.34$, $p = 0.195$). Уровень хромосомной нестабильности на северной границе ареала (Ивдель-3, Сосьва) сопоставим со значениями, наблюдаемыми на Среднем и Южном Урале (табл. 1), т.е. уровень стрессированности периферийных популяций (по цитогенетическим параметрам) не превышает такового в основной части ареала.

Полученные нами новые данные показали, что на северной границе ареала на Урале обыкновенная полевка приурочена к открытым местообитаниям близ поселений человека и не встречается в зональных ландшафтах (северотаежные пихтово-елово-кедровые и сосновые с лиственницей леса). Только по данным многолетних исследований *M. arvalis sensu lato* [14, 15] в отдельные годы отмечены заходы в березово-сосновые молодняки в поймах рек и сосняки зеленомошно-брусничного

Таблица 1. Показатели изменчивости одонтологических и цитогенетических признаков у *M. arvalis* Pall. (форма *obscurus*) в нескольких точках ареала и вблизи его северной границы на Урале

Локалитет	С.ш.	В.д.	N (особей)	Фенотипическое разнообразие, $\mu \pm \text{ошибка } \mu$		Редкие вариации зубов*	Доля особей с морфотипической асимметрией, %	Частота хромосомных aberrаций, %	Частота акроцентрического варианта аутосомы 5	Число самок с кариотипом ХО
				M3	m1					
Северный Урал										
1. Ивдель-3	60°38'	60°30'	38	2.00 ± 0.23	1.44 ± 0.22	—	21	1.71	0	1
2. Сосьва	60°24'	59°59'	26	2.15 ± 0.28	1.51 ± 0.27	—	45	1.80	0	0
Средний Урал										
3. Н.Тагил	57°54'	60°02'	52	2.31 ± 0.19	2.54 ± 0.19	f	22	2.30	0	1
4. Предуралье										
2000 г.	57°26'	56°56'	40	2.12 ± 0.22	2.15 ± 0.22	a, f, M2	25	1.39	0.02	0
2001 г.			95	2.54 ± 0.14	2.30 ± 0.14	f, M2	27	1.41	0.06	0
5. Шигаево	57°20'	58°40'	33	2.38 ± 0.24	2.31 ± 0.24	d	16	1.99	0.02	1
6. Талица	56°52'	58°45'	9	1.94 ± 0.47	2.61 ± 0.45	f	29	1.63	0	0
7. Байны										
2000 г.	56°42'	62°08'	9	1.47 ± 0.45	1.00 ± 0.41	—	25	0.71	0.04	0
2001 г.			51	2.06 ± 0.20	2.07 ± 0.20	d, f	27	1.92	0.01	3
2004 г.			22	1.63 ± 0.30	1.28 ± 0.44	—	32	1.40	0	0
8. Двуреченск	56°37'	61°08'	20	2.26 ± 0.31	1.77 ± 0.31	f	24	3.14	0.04	0
9. Стариково										
2003 г.	56°22'	61°24'	23	2.85 ± 0.27	1.28 ± 0.28	—	45	2.17	0.04	1
2004 г.			14	2.49 ± 0.37	1.39 ± 0.36	—	43	1.29	0	0
Южный Урал										
10. Кристалка	53°00'	53°28'	5	2.9 ± 0.57	1.92 ± 0.63	M2	50	0.86	0	0
11. Аркаим	52°37'	59°33'	17	2.4 ± 0.34	1.44 ± 0.33	—	36	1.00	0.03	0
12. Айтүар	51°07'	57°42'	21	1.91 ± 0.31	1.77 ± 0.31	—	30	1.47	0	0

* Обозначение морфотипов и вариаций по: Markova et al., 2010.

типа. Характер распространения пригодных для вида биотопов обуславливает относительную разобщенность поселений обыкновенной полевки на северной границе ареала на Урале.

Анализ фенотипической изменчивости и цитогенетические данные указывают на отсутствие краевого эффекта (в понимании Л.М. Кука [3]) в периферийных популяциях *M. arvalis* на Северном Урале. Характер морфотипической изменчивости зубов свидетельствует об отсутствии сдвигов, позволяющих предполагать изменение направления действия отбора на границе ареала по сравнению с его основной частью. Таким образом, несмотря на относительную пространственную разобщенность поселений обыкновенной полевки на северном пределе распространения, обусловленную характером распределения пригодных для вида биотопов, мы не выявили дан-

ных, свидетельствующих о морфологической либо цитогенетической дифференциации периферийных популяций.

Полученные результаты позволяют предполагать, что изученные локалитеты на границе ареала представляют собой географически периферийные точки обитания вида, которые не являются маргинальными в экологическом смысле. Вероятно, лимитирующим фактором, определяющим положение северной границы ареала вида на Урале в зоне северной тайги, является наличие аazonальных биотопов антропогенного происхождения.

Авторы признательны П.А. Сибирякову за помощь при сборе и обработке материалов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 11-04-01369 и 12-04-01377) и Программы поддержки ведущих научных школ РФ (НШ-5325.2012.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Kirkpatrick M., Barton N.H.* // Amer. Natur. 1997. V. 150. P. 1–23.
2. *Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J.* // Annu. Rev. Ecol. Evolut. Syst. 2009. V. 40. P. 415–436.
3. *Cook L.M.* // Amer. Natur. 1961. V. 95. P. 295–307.
4. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
5. *Soulé M.* // Annu. Rev. Ecol. Evolut. Syst. 1973. V. 4. P. 165–187.
6. Обыкновенная полевка: виды-двойники. М.: Наука, 1994. 432 с.
7. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области: справочник-определитель. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 240 с.
8. Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Полявина О.В., Большаков В.Н. // ДАН. 2005. Т. 405. № 5. С. 669–701.
9. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 139 с.
10. *Markova E.A., Malygin V.M., Montuire S., et al.* // J. Mam. Evolut. 2010. V. 17. № 2. P. 121–139.
11. *Rörig G., Börner C.* // Arb. Kais. Biol. Anst. Land und Forstw. 1905. V. 5. P. 37–89.
12. Маркова Е.А., Ялковская Л.Э., Зыков С.В. // ДАН. 2010. Т. 432. № 4. С. 559–563.
13. Животовский Л.А. Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
14. Семечкин И.В. Природа и лесная растительность северной части Свердловской обл. Свердловск, 1964. С. 141–149.
15. Чернявская С.И. Тр. Гос. заповедника “Денежкин камень”. Свердловск: Свердл. кн. изд-во, 1959. В. 1. С. 87–114.