

## ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ЖИВОТНЫХ ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

Левых А.Ю., Пузынина Г.Г.

ФГБОУ ВПО «Ишимский государственный педагогический институт имени П.П. Ершова», Ишим, Россия (627750 Ишим, ул. Ленина, 1), e-mail: aljurlev@mail.ru

В статье представлены результаты изучения реализованной эпигенетической изменчивости и стабильности гомеореза в популяциях беспозвоночных и позвоночных животных в градиенте действия факторов урбанизации. Исследованы фены четырёх элементов надкрылий у 100 особей клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.) из двух локальных популяций города Ишима (лесопарк на окраине города и район с высокой антропогенной нагрузкой). Изучена изменчивость 61 фена трёх нижних коренных зубов и 5 комбинаций (морфотипов) жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба у 213 особей узкочерепной полёвки (*Microtus gregalis* Pall.) в выборках из городского лесопарка и естественного местообитания в 16 км от города. Отмечено возрастание эпигенетической изменчивости в импактных (городских) популяциях животных по сравнению с контрольными. В исследованных популяциях клопа-солдатика выявлены фены-маркеры. Показана значимая фенетическая дифференцированность контрольных и городских популяций узкочерепной полёвки, превышающая уровень, характерный для подразделений одной популяции, обитающих на таком же расстоянии друг от друга. Выявлено возрастание компоненты флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков в градиенте урбанизации.

Ключевые слова: эпигенетический полиморфизм, флуктуирующая асимметрия, популяция, неметрические признаки, фены-маркеры.

## EPIGENETIC VARIABILITY OF NON-METRIC SIGNS OF ANIMALS FROM POPULATIONS WITH DIFFERENT DEGREES OF ANTHROPOLOGICAL LOADING

Levyh A.Y., Puzynina G.G.

Federal State Budget Establishment of Higher Education «Ershov Ishim State Teachers Training Institute», Ishim, Russia (627750 Ishim, Lenin St., 1), e-mail: aljurlev@mail.ru

The article gives the results of studying of the realized epigenetic variability and stability of homeorhesis the populations of invertebrate and vertebrate animals under the influence of factors of urbanization. The phenes of four elements of wing sheaths of 100 firebugs (*Pyrrhocoris apterus* L.) from two local populations of Ishim (the forest park on the suburb of the town and the area with high anthropological loading) are investigated. The variability of 61 phenes of three lower molars and 5 combinations (morphotypes) of grinding surface of the first lower molar of 213 narrow-skulled voles (*Microtus gregalis* Pall.) in the selections of the forest park and the natural habitat in 16 km away from the town is studied. The level of epigenetic variability in the impact (urban) populations of animals is higher than on the control ones. The phene-markers were identified in the studied populations of firebugs. The significant fenogenetic differentiation of the control and urban populations of narrow-skulled voles, exceeding the level, characteristic for the divisions of one population living at the same distance from each other is shown. The increase of the component of fluctuating asymmetry of bilateral signs under the influence of factors of urbanization is revealed.

Keywords: epigenetic polymorphism, fluctuating asymmetry, population, not metric signs, phene-markers.

### Введение

Возрастание значимости и развитие методологии комплексного экологического мониторинга в последние три десятилетия способствовало повышению интереса к изучению эпигенетической изменчивости в популяциях разных видов животных и растений [2; 5-9]. В ряде независимых исследований установлена взаимосвязь между «благополучием» условий среды и стабильностью популяционного гомеореза, наилучшим индикатором которой

служит уровень флуктуирующей асимметрии [1; 6]. Высокая стабильность развития поддерживается на базе генетической коадаптации при оптимальных условиях развития [10]. В связи с этим стабильность эпигенеза может использоваться как мера средового стресса в мониторинге здоровья среды [6].

Цель данной работы заключалась в изучении реализованной эпигенетической изменчивости и стабильности гомеореза в популяциях животных в градиенте действия антропогенных факторов. Объектами исследования явились клоп-солдатик (Insecta, Hemiptera, *Pyrrhocoris apterus* L., 1758) и узкочерепная полёвка (Mammalia, Rodentia, *Microtus gregalis* Pall., 1779), распространённые и многочисленные в районе исследования, что позволило собрать репрезентативный материал.

### Материалы и методы исследования

У клопа-солдатика анализировали четыре элемента рисунка надкрылий: чёрное верхнее пятно (А) и нижнее (Д), чёрное верхнее окаймление на красном фоне надкрылий (В) и нижнее (Т) (рис.1). Проанализировали 100 экземпляров клопов из двух локальных популяций (лесопарк на окраине города и район города с высокой антропогенной нагрузкой) по 50 единиц в каждой. Городская популяция расположена в районе мясокомбината города Ишима. Рядом находятся три автозаправочные станции, железнодорожное полотно транссибирской магистрали и пересечение автомагистралей. Сбор материала проводили одновременно в разных местообитаниях в конце мая 2013 года. Достоверность различий между фенотипическими классами внутри каждой популяции и между популяциями определяли с помощью критерия  $\chi^2$  К. Пирсона.

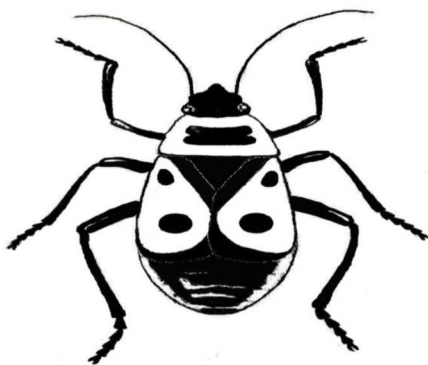


Рис.1. Структура рисунка надкрылий клопа-солдатика

Узкочерепных полёвок (*M. gregalis*) отлавливали методом ловушко-линий. У 213 полёвок исследовали изменчивость 60 неметрических признаков трёх нижних коренных зубов и комбинаций (морфотипов) жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба ( $M_1$ ) [3]. В работе использовали каталог фенотипов и определитель морфотипов жевательной поверхности коренных зубов (рис. 2) [4; 7]. Фены и морфотипы подсчитывали на левой и правой сторонах черепа. Признаки, проявившие существенную ( $R \geq 0,3$ ) достоверную связь с

полом, возрастом, годом и местом сбора исключали из анализа [5]. Частоты фенотипов и морфотипов, фенетические дистанции (MMD) между выборками и их средние стандартные отклонения (MSD) рассчитывали на основе общепринятых формул [5].

Для оценки стабильности развития популяций клопа-солдатика рассчитывали показатели флуктуирующей асимметрии фенотипов рисунка надкрылий, для узкочерепной полёвки морфотипов  $M_1(\Phi A)$  [6]. Описанные расчёты производили с помощью пакетов прикладных программ Statan и Phen.

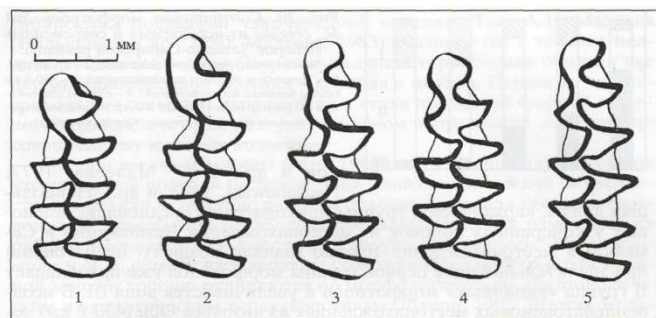


Рис. 2. Основные морфотипы первого нижнего коренного зуба узкочерепной полёвки (по А.В. Бородину, 2009)

### Результаты исследования и их обсуждение

Анализ рисунка надкрылий клопа-солдатика показал более высокую изменчивость по всем элементам в городской популяции в районе мясокомбината (55 фенотипов), чем в популяции лесопарка (31 фенотип) (табл. 1).

В популяции города высокий уровень вариативности характерен для элемента А, и элемента Д. Частотный состав фенотипов в каждой из популяций различен. Из 19 фенотипов по чёрному верхнему пятну (элемент А) в популяции города встречается 18, в популяции парка – 7. По чёрному нижнему пятну (элемент Д) из 21 фенотипа, в популяции города встречается 16, а в парке – 7.

В каждой из популяций выявлены господствующие фенотипы, достоверно (при  $P \leq 0,05$ ) отличающиеся по встречаемости от других. Так, в популяции города преобладают фенотипы  $A_2$ ,  $A_{13}$ ,  $B_1$ ,  $B_{10}$ ,  $D_4$ ,  $T_1$ ,  $T_2$ ,  $T_6$ . В парке – фенотипы  $A_1$ ,  $B_1$ ,  $D_1$ ,  $D_4$ ,  $T_1$ . Сходство наблюдается только по одному фенотипу –  $B_1$ .

Таблица 1. Фенетическая характеристика популяций клопа-солдатика

А	Город	Парк	В	Город	Парк	Д	Город	Парк	Т	Город	Парк
$A_1$	5	17	$B_1$	14	32	$D_1$	7	21	$T_1$	11	15
$A_2$	9	0	$B_2$	4	1	$D_2$	1	1	$T_2$	9	5
$A_3$	4	1	$B_3$	1	1	$D_3$	1	1	$T_3$	1	9
$A_4$	1	10	$B_4$	11	6	$D_4$	17	22	$T_4$	4	3
$A_5$	1	13	$B_5$	1	7	$D_5$	0	1	$T_5$	6	5

A <sub>6</sub>	5	0	B <sub>6</sub>	0	1	Д <sub>6</sub>	1	0	T <sub>6</sub>	9	5
A <sub>7</sub>	1	4	B <sub>7</sub>	0	2	Д <sub>7</sub>	10	0	T <sub>7</sub>	0	1
A <sub>8</sub>	1	0	B <sub>8</sub>	2	-	Д <sub>8</sub>	0	3	T <sub>8</sub>	1	5
A <sub>9</sub>	0	3	B <sub>9</sub>	0	-	Д <sub>9</sub>	0	0	T <sub>9</sub>	0	1
A <sub>10</sub>	2	1	B <sub>10</sub>	16	-	Д <sub>10</sub>	1	1	T <sub>10</sub>	2	0
A <sub>11</sub>	3	-	B <sub>11</sub>	0	-	Д <sub>11</sub>	1	0	T <sub>11</sub>	4	0
A <sub>12</sub>	1	-	B <sub>12</sub>	0	-	Д <sub>12</sub>	3	0	T <sub>12</sub>	1	1
A <sub>13</sub>	9	-	B <sub>13</sub>	0	-	Д <sub>13</sub>	0	-	T <sub>13</sub>	0	-
A <sub>14</sub>	1	-	B <sub>14</sub>	0	-	Д <sub>14</sub>	1	-	T <sub>14</sub>	0	-
A <sub>15</sub>	0	-	B <sub>15</sub>	1	-	Д <sub>15</sub>	1	-	T <sub>15</sub>	1	-
A <sub>16</sub>	1	-				Д <sub>16</sub>	2	-	T <sub>16</sub>	0	-
A <sub>17</sub>	1	-				Д <sub>17</sub>	0	-	T <sub>17</sub>	1	-
A <sub>18</sub>	3	-				Д <sub>18</sub>	1	-			
A <sub>19</sub>	1	-				Д <sub>19</sub>	1	-			
A <sub>20</sub>	1	-				Д <sub>20</sub>	1	-			
	-	-				Д <sub>21</sub>	2	-			
итого	18	7		8	7		16	7		12	10

Выявлены фены-маркеры. По элементу А в популяции города маркеры -А<sub>2</sub>, А<sub>6</sub>, А<sub>8</sub>, по элементу Д наблюдается 4 фена-маркера (Д<sub>6</sub>, Д<sub>7</sub>, Д<sub>11</sub>, Д<sub>12</sub>). По элементу Т маркерами являются Т<sub>10</sub> и Т<sub>11</sub>. В парке также встречаются фены – маркеры: А<sub>9</sub>, В<sub>6</sub>, Д<sub>5</sub>, Д<sub>8</sub>, Т<sub>7</sub>, Т<sub>9</sub>. По элементу В маркеров не выявлено.

В городской популяции клопа-солдатика по 24 фенам выявлен высокий уровень направленной асимметрии, по 12 фенам – высокий уровень флуктуирующей асимметрии (табл. 2). Больше асимметричных фенов наблюдается по элементам А (6 фенов) и Д (5 фенов). Полученные результаты свидетельствуют о снижении стабильности развития в популяции города, которая испытывает интенсивную антропогенную нагрузку.

В исследуемых популяционных группах узкочерепной полёвки выявлено 60 фенов жевательной поверхности нижних коренных зубов. Каждая популяционная группа имеет специфическую фенетическую структуру, что обусловлено разным качественным составом и различной встречаемостью анализируемых фенов. Городская выборка характеризуется наиболее разнообразным составом фенов (60 признаков). В выборке из естественного местообитания отмечен 51 фен. Однообразие местообитаний на территории г. Ишима, в которых отлавливались полёвки, позволяет предположить, что разнообразие фенетической структуры ишимской популяционной группы поддерживается за счёт дестабилизирующего влияния на процессы развития животных изменённой городской среды, насыщенной загрязнителями различного происхождения.

Таблица 2. Статистические показатели стабильности развития в анализируемых популяциях

Город				Парк			
фены	$\chi^2$	Доля направленной асимметрии %	Доля флуктуирующей асимметрии %	фены	$\chi^2$	Доля направленной асимметрии %	Доля флуктуирующей асимметрии %
A <sub>1</sub>	9,9	0	100	A <sub>1</sub>	20,4	2	98
A <sub>2</sub>	24,1	25	75	A <sub>2</sub>	20,4	100	0
A <sub>3</sub>	29,0	100	0	A <sub>3</sub>	20,4	100	0
A <sub>4</sub>	29,0	100	0	A <sub>4</sub>	17,8	11	89
A <sub>5</sub>	29,0	100	0	A <sub>5</sub>	30,9	100	0
A <sub>6</sub>	19,1	100	0	A <sub>7</sub>	10,5	25	75
A <sub>10</sub>	7,7	11	89	A <sub>8</sub>	10,5	100	0
A <sub>13</sub>	9,4	2	98	A <sub>9</sub>	17,6	100	0
A <sub>18</sub>	7,6	11	89	A <sub>10</sub>	5,6	100	0
A <sub>19</sub>	4,1	44	56				
A <sub>20</sub>	4,1	100	0				
B <sub>1</sub>	40,5	100	0	B <sub>1</sub>	23,6	51	49
B <sub>4</sub>	10,9	100	0	B <sub>2</sub>	4,9	44	56
B <sub>10</sub>	3,9	100	0	B <sub>3</sub>	5,6	100	0
D <sub>1</sub>	34,2	100	0	D <sub>1</sub>	17,2	1	99
D <sub>2</sub>	34,2	100	0	D <sub>2</sub>	5,6	100	0
D <sub>3</sub>	7,7	11	89	D <sub>3</sub>	14,1	0	100
D <sub>4</sub>	20,1	51	49	D <sub>4</sub>	32,3	100	0
D <sub>6</sub>	5,6	100	0				
D <sub>7</sub>	5,5	7	93				
D <sub>8</sub>	5,5	100	0				
D <sub>10</sub>	4,7	36	64				
D <sub>11</sub>	14,1	0	100				
T <sub>1</sub>	33,6	100	0	T <sub>1</sub>	22,2	0	100
T <sub>2</sub>	29,0	100	0	T <sub>2</sub>	22,2	100	0
T <sub>4</sub>	12,7	100	0	T <sub>3</sub>	43,5	11	89
T <sub>17</sub>	14,1	0	100	T <sub>5</sub>	19,5	100	0
				T <sub>6</sub>	9,9	0	100
				T <sub>8</sub>	29,0	100	0

*Примечание:* в таблице представлены фены, по которым асимметрия подтверждена статистически.

Количественные различия между контрольной и импактной группами проявляются в различных частотах одинаковых фенов. Так, в контрольной выборке 100 %-ной встречаемостью характеризуются фены Cins<sub>1</sub> и Sics<sub>1</sub>; на 2-м месте по встречаемости находится фен Ppt<sub>2</sub> (92 %); на 3-м месте – фен Ali<sub>1</sub> (76 %); высокой частотой отличаются фены Lipt<sub>1</sub> (72 %) и Ii<sub>2</sub> (50 %); наиболее редко (1 %) встречаются фены Pat<sub>3</sub>, Ppt<sub>3</sub>, Ain<sub>4</sub>, Phc<sub>4</sub>, Cens<sub>3</sub>, Lipt<sub>3</sub>, Ii<sub>4</sub>, Ii<sub>5</sub>. В городской выборке самым распространённым является фен Cins<sub>1</sub> (93 %), на втором месте – фен Ali<sub>1</sub> (79 %), на 3-м – Lipt<sub>1</sub>(75 %); чрезвычайно редки фены Fli<sub>9</sub> (0,04 %), Ppt<sub>4</sub> (0,04 %), очень редки – Ali<sub>7</sub> (0,4 %), Ii<sub>7</sub> (0,4%), редки фены Ali<sub>6</sub> (1 %), Fli<sub>7</sub> (1 %), Fli<sub>8</sub> (1

%). Множественное сравнение по отдельным признакам выявило статистически значимые межгрупповые различия по 26 фенам (табл. 3).

Уровень фенетической дистанции между выборками выше, нежели определяет степень пространственно-географической изолированности [7]. Это позволяет предположить, что полученные результаты обусловлены влиянием антропогенных загрязнителей.

В изучаемых выборках узкочерепной полёвки выявлены все 5 морфотипов  $M_1$ , описанные другими авторами [3-4]. Среди выявленных морфотипов обнаружены как эволюционно древние, простые без выраженного входящего угла на внешней (буккальной) стороне зуба (морфотипы I–III), так и более эволюционно молодые и сложные морфотипы (IV–V) с едва заметным или хорошо выраженным входящим углом (рис. 2).

В обеих (контрольной и опытной) выборках наибольшей встречаемостью характеризуется IV морфотип с выраженным острым углом на буккальной стороне передней непарной петли (рис.2). Его частота составляет соответственно  $0,42 \pm 0,05$  и  $0,38 \pm 0,05$ . Второе место по встречаемости в контрольной выборке занимают II и III морфотипы (их частоты равны и составляют  $0,17 \pm 0,04$ ), в городской выборке – II морфотип ( $0,17 \pm 0,04$ ). На третьем месте в контрольной выборке находится I морфотип ( $0,16 \pm 0,04$ ), а в городской – III морфотип ( $0,17 \pm 0,04$ ). Самым редким в обеих выборках является наиболее сложный V морфотип. Его частота составляет соответственно  $0,07 \pm 0,03$  и  $0,03 \pm 0,02$ . Из представленных данных видно, что выборки узкочерепной полёвки из естественного местообитания и городских лесопарков имеют сходную морфотипическую структуру и значимо различаются только по частоте встречаемости II морфотипа ( $t=2,35$ ; при  $P \leq 0,05$ ).

Расчёт коэффициента ранговой корреляции Спирмена показал отсутствие значимой существенной корреляции между встречаемостью различных морфотипов и локальной принадлежностью животных. Всё это служит косвенным, но достаточно определённым подтверждением адаптивного характера анализируемых морфотипов (представляющих собой дискретности второго порядка – комбинации фенов) в пределах одной физико-географической зоны.

Таблица 3. Множественное фенетическое сравнение разных популяционных групп узкочерепной полёвки

№ п/п	Фены	естественный биотоп	городской лесопарк	фенетическая дистанция	$\chi^2$
1	Ali 2	$0,02 \pm 0,02$	$0,33 \pm 0,03$	-0,319	20,37***
2	Ali 4	$0,04 \pm 0,02$	$0,13 \pm 0,02$	-0,095	6,82***
3	Fli 1	$0,50 \pm 0,05$	$0,19 \pm 0,03$	0,432	28,3***
4	Fli 2	$0,31 \pm 0,05$	$0,43 \pm 0,03$	0,048	4,00*
5	Fli 3	$0,09 \pm 0,03$	$0,23 \pm 0,03$	0,132	9,32**
6	Cr 1	$0,29 \pm 0,05$	$0,12 \pm 0,02$	0,158	11,0***
7	Cr 2	$0,71 \pm 0,05$	$0,37 \pm 0,03$	0,471	30,72***

8	Cin 2	0,61±0,05	0,48±0,03	0,060	4,77*
9	Pat 3	0,01±0,01	0,27±0,03	0,701	45,1***
10	Cem 3	0,09±0,03	0,21±0,03	0,093	6,81**
11	Ppt 2	0,92±0,03	0,50±0,02	0,928	58,6***
12	Ppt 3	0,01±0,01	0,45±0,03	1,440	90,1***
13	Ain 1	0,36±0,05	0,22±0,03	0,083	6,12*
14	Ain 4	0,01±0,01	0,16±0,02	0,305	19,9***
15	Phc 4	0,01±0,01	0,15±0,02	0,284	18,9***
16	Pats 1	0,14±0,08	0,05±0,01	0,079	5,96*
17	Pats 2	0,43±0,05	0,20±0,03	0,234	15,7***
18	Pats 3	0±0	0,18±0,03	0,585	37,8***
19	Pats 4	0,43±0,05	0,29±0,03	0,072	5,54*
20	Lips 3	0±0	0,13±0,02	0,387	25,5***
21	Ppts 2	0,09±0,03	0,06±0,02	0,859	54,8***
22	Cins 1	1,0±0,01	0,93±0,02	5,395	335,3***
23	Cins 2	0±0	0,48±0,03	1,979	124,3***
24	Sics 1	1,0±0	0,49±0,03	1,647	104,2***
25	Sics 2	0±0	0,50±0,03	2,082	130,7***
26	Cint 1	0,40±0,05	0,26±0,03	0,069	5,26*
<b>MMD</b>	<b>0,308</b>	$\chi^2=1230,4***$			
<b>MSD</b>	<b>0,0029</b>				

*Примечание:* в таблице представлены фены, по которым выявлены достоверные межгрупповые различия; MMD – средняя фенетическая дистанция, рассчитанная по комплексу фенов; MSD – среднее стандартное отклонение.

В городской выборке *M. gregalis* отмечается возрастание доли флуктуирующей асимметрии по II морфотипу (с 0,02 % до 96 %). Очевидно, можно сделать вывод о дестабилизирующем влиянии городской среды на популяционный гомеорез узкочерепной полёвки.

### **Выводы**

Исследование эпигенетической изменчивости в популяциях клопа-солдатика и узкочерепной полёвки показало, что в градиенте урбанизации возрастает эпигенетический полиморфизм.

Так, у клопа-солдатика в городской популяции, испытывающей большую антропогенную нагрузку, происходит изменение соотношения фенов, увеличивается их количество и возрастает их разнообразие, появляются фены-маркеры, которые могут служить индикаторами антропогенных загрязнителей. По элементам А и Д наблюдается повышение доли флуктуирующей асимметрии в городской популяции, что свидетельствует о снижении стабильности развития особей, обусловленной действием средового стресса.

В городской популяции узкочерепной полёвки увеличивается разнообразие фенов неметрических признаков жевательной поверхности нижних коренных зубов, изменяется встречаемость фенов. В условиях антропогенного стресса усиливается фенетическая

дифференциация популяций и возрастает флуктуирующая асимметрия по отдельным признакам, что служит показателем дестабилизации популяционного гомеостаза.

### Список литературы

1. Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. – М.: Наука, 1974. – 359 с.
2. Батлуцкая И.В. Изменчивость меланизированного рисунка насекомых в условиях антропогенного воздействия: монография. – Белгород: БелГУ, 2003. – 168 с.
3. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полёвок. – М.: Наука, 1980. – С.1-139.
4. Бородин А.В. Определитель зубов полёвок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен-современность). – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – 99 с.
5. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.
6. Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. – М.: Московское отд. междунар. фонда «Биотест», 1993. – 68 с.
7. Ларина Н.И., Ерёмкина И.В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С.8-53.
8. Левых А.Ю. Эпигенетическая изменчивость в природных популяциях красной полёвки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1979) на юге Тюменской области // Экологический мониторинг и биоразнообразие. – 2006. – Т. 1. – № 1. – С. 33–42.
9. Пузынина Г.Г., Чикотина К.Ю. Изменчивость рисунка надкрылий у клопа-солдатика в различных природных популяциях // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: матер. III междунар. науч.-практ. конф. – Ишим: Изд-во ИГПИ, 2008. – С.192-194.
10. Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы фенетики // Актуальные вопросы современной генетики. – М.: Изд-во МГУ, 1966. – С. 114-130.

### Рецензенты:

Лихачёв С.Ф., д.б.н., профессор, декан факультета экологии Челябинского государственного университета, г. Челябинск.

Гашев С.Н., д.б.н., профессор, заведующий кафедрой зоологии и эволюционной экологии животных Тюменского государственного университета, г. Тюмень.