

К ИЗУЧЕНИЮ ФЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КРАСНЫХ ПОЛЕВОК (MYODES (=CLETHRIONOMYS) MYODES RUTILUS PALLAS, 1779) ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Рядинская Г.С.¹, Кохонов Е.В.^{1,2}, Нехорошев О.Г.²

¹Томский государственный педагогический университет, Томск, e-mail:alces2014@yandex.ru;

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, e-mail: oleg@green.tsu.ru

Проведен анализ фенетического разнообразия меристических признаков черепа красных полевок (*Myodes* (= syn. *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779) популяций Томской области. Анализировались 19 признаков (10 билатеральных и 9 небилатеральных), представленных 59 фенами. Для 10 анализируемых билатеральных черепных признаков животных района исследования выявлено преобладание двух симметричных соотношений количества отверстий на левой и правой стороне черепа – 0–0 и 1–1. Данные соотношения, по отдельным признакам, регистрировались в 70–80 % случаях. Наибольшей изменчивостью характеризуется такой признак как Fp, для которого выделено 5 фенов. Из небилатеральных признаков наибольшим разнообразием характеризуется форма медиальной (Mfm) и латеральной (Mfl) части лобного края носовой кости – по 6 фенов. Преобладание симметричных соотношений количества отверстий для нервов и кровеносных сосудов на левой и правой стороне черепа указывает на стабильность онтогенеза животных исследованных популяций. По показателю внутривидового разнообразия и доле редких фенов красные полевки из популяции центральной части Томской области отличаются от животных юга и юго-востока области.

Ключевые слова: красная полевка, краниометрические признаки, фенетическое разнообразие.

STUDYING PHENETIC DIVERSITY OF THE RED-BACKED VOLE (MYODES (=CLETHRIONOMYS) RUTILUS PALLAS, 1779) FROM THE POPULATION OF THE SOUTH-WESTWARD SIBERIA

Ryadinskaya G.S.¹, Kokhonov Y.V.^{1,2}, Nekhoroshev O.G.²

¹Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, e-mail:alces2014@yandex.ru;

²National Research Tomsk State University, Tomsk, e-mail: oleg@green.tsu.ru

The analysis of phenetic diversity of the meristic characters of the red-backed vole's skull (*Myodes* (= syn. *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779) was held among the populations from the Tomsk region. The 19 characters (10 bilateral ones and 9 non-bilateral ones) introduced by 59 phenes were analyzed. The predominance of the two symmetrical correlations of the amount of holes on the left and on the right sides of the skull (0-0 and 1-1) was revealed for the 10 bilateral skull characters of the animals from the study region. According to different characters these correlations were registered in 70–80 % of cases. The maximum variability is the characteristic of such character as foramen premaxilla (Fp) which is introduced by 5 phenes. Among non-bilateral characters the maximum variability is the characteristic of margo frontalis nasalis, pars medialis (Mfm) and margo frontalis nasalis, pars lateralis (Mfl) (introduced by 6 phenes). The predominance of the symmetrical correlations of the amount of holes for nerves and blood vessels on the left and on the right sides of the skull points to the ontogenesis stability of the animals from the studied populations. According to the intrapopulation diversity factor and the percent of the rare phenes the red-backed voles from the population of the central part of the Tomsk region are different from the ones from the South and the South-East of the study region.

Keywords: red-backed vole, craniometric characteristics, phenetic diversity.

Изучение популяционно-генетических процессов в динамике, степени реализации морфологического, в том числе и фенотипического потенциала популяций, является одним из важнейших направлений исследований, нацеленных на раскрытие механизмов устойчивости биологических систем, что особенно актуально в условиях изменяющейся среды обитания организмов. Помимо теоретического значения, данное направление

исследований имеет и практическое применение при проведении феногенетического мониторинга на территориях, различающихся степенью и характером антропогенного влияния [2, 3].

Имея обширный ареал, охватывающий лесную, лесостепную, лесотундровую зоны Евразии и западной части Северной Америки [11], и образуя множество внутривидовых форм, красная полевка (отряд Грызуны – *Rodentia*, семейство Хомяковые – *Cricetidae*, род Лесные полевки – *Clethrionomys*) является одним из модельных видов эволюционных, генетических, морфологических и экологических исследований [7, 10, 12].

Цель исследования – изучение феногенетического разнообразия меристических признаков черепа красных полевок (*Myodes* (=syn. *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779) популяций Томской области.

Материалы и методы исследования

Основой исследования послужила выборка животных трех популяций: чаинской (центр области, n=12), киреевской (юг, n=31) и зырянской (юго-восток, n=26). Территории, занимаемые популяциями, представляют собой лесные массивы и характеризуются относительно слабой антропогенной нагрузкой (рекреация, сбор дикоросов, охота), крупные промышленные предприятия – отсутствуют. Отлов животных осуществлялся в летний период (июль – август) 2011–2013 гг. по стандартной методике с применением давилок.

Анализировались 19 признаков (10 билатеральных и 9 небилатеральных), представленных 59 фенами. Выделение признаков, основанных на количестве отверстий для нервов и кровеносных сосудов (билатеральные), произведено по В.М. Захарову [5]. Кодировка фенов осуществлена на основе латинских названий соответствующих костей, мест расположения отверстий, цифра после буквенного обозначения фена – количество отверстий. Фенетические признаки, отражающие форму костей черепа, описаны по каталогу Н.И. Лариной и И.В. Ереминой [9].

Оценка состояния природных популяций красной полевки по стабильности развития проведена по методике В.М. Захарова и соавт. [6].

Для характеристики феногенетического разнообразия группировок животных использовались показатели внутривидового разнообразия (μ) и доли редких фенов (h), предложенные Л.А. Животовским [4].

Полученные данные статистически обработаны с использованием пакетов прикладных программ Statistica 6.0 и PHEN 3.0 [1].

Результаты исследования

Корреляционный анализ, направленный на выявление возможных связей частот проявления фенов с полом и возрастом животных, показал наличие слабой связи между

полом и признаками Fd и Fam; возрастом и признаками Fpz, Fh, Fplf. Степень связанности признаков оказалась мала (коэффициент корреляции Спирмена $\leq 0,3$, $p \leq 0,05$), что позволило далее анализировать группировки животных без учета пола и возраста (объединенные выборки).

Для 10 анализируемых билатеральных черепных признаков животных района исследования выявлено преобладание двух симметричных соотношений количества отверстий на левой и правой стороне черепа – 0–0 и 1–1. Данные соотношения, по отдельным признакам, регистрировались в 70–80 % случаев (табл. 1). Комбинация 2–2 встречалась в единичных случаях (до 2 % по отдельным признакам). Из несимметричных преобладала комбинация 0–1, в меньшей степени 1–2. В единичных случаях встречались соотношения 0–2, 1–3, 1–4, 2–3. Наибольшей изменчивостью характеризуется такой признак как Fp, для которого выделено 7 комбинаций количества отверстий на правой и левой стороне черепа: 0–0, 0–1, 1–1, 1–2, 1–4, 2–2, 2–3.

Таблица 1

Изменчивость количества черепных отверстий у красной полевки Томской области
(процентное соотношение)

Признак	Популяции	Комбинации количества черепных отверстий								
		0-0	0-1	0-2	1-1	1-2	1-3	1-4	2-2	2-3
Fd	Киреевская	74	16		10					
	Зырянская	88	8		4					
	Чаинская	78	11						11	
Fpz	Киреевская	65	26		10					
	Зырянская	96				4				
	Чаинская	44	33		22					
Fbo	Киреевская	80	10				10			
	Зырянская	50	17		33					
	Чаинская									
Fh	Киреевская	95	5							
	Зырянская	73	20						7	
	Чаинская	100								
Fp	Киреевская	36	12		52					
	Зырянская	27	20		13	27		7		7
	Чаинская	13			63				13	13
Fplf	Киреевская	50	19		31					
	Зырянская	10			90					
	Чаинская		10		70	20				

Fof	Киреевская	27	19		54					
	Зырянская	48	32	4	12	4				
	Чаинская	40	30		30					
Fip	Киреевская	3	5		20					
	Зырянская		13		88					
	Чаинская				90		10			
Ft	Киреевская	4	23		73					
	Зырянская	12	28		52	8				
	Чаинская				80	20				
Fam	Киреевская	42	42	3	10	3				
	Зырянская	65	15		15	4				
	Чаинская	89			11					

Средняя частота асимметричного проявления на признак во всех анализируемых популяциях составила $0,2 \pm 0,03$, что, согласно шкале оценки отклонений состояния организма от условной нормы по величине интегрального показателя стабильности развития для млекопитающих [6], позволяет отнести территорию сбора материала к чистой и условно нормальной по качеству среды (I балл). Следует отметить, что у популяции красной полевки, обитающей на территории пригорода г. Томска, подверженной повышенному техногенному воздействию, указанный выше показатель составил $0,42 \pm 0,07$ (III балл, территория со средним уровнем отклонения от нормы качества среды) [8]. Таким образом, три исследованные популяции могут быть использованы в качестве контроля при проведении фенотипического мониторинга.

Из небилатеральных признаков у животных исследованных популяций наибольшим разнообразием характеризуется форма медиальной (Mfm) и латеральной (Mfl) части лобного края носовой кости – по 6 фенотипов.

Частоты встречаемости всего комплекса анализируемых фенотипов и результаты попарного сравнения (критерий хи-квадрат) животных трех популяций приведены в табл.2.

Таблица 2

Частоты встречаемости краниологических признаков красных полевок и результаты попарного сравнения (критерий хи-квадрат) животных трех популяций Томской области

Признаки	Фен	Популяции						Сравниваемые пары популяций (хи - квадрат)		
		Чаинская		Киреевская		Зырянская				
		n	частота	n	частота	n	частота	1-2	1-3	2-3
Fd	Fd0	14	93	62	82	51	92			
	Fd1	8	13	62	18	51	8			

Fpz	Fpz0	15	53	62	77	51	96			
	Fpz1	15	47	62	23	37	3		**	**
	Fpz2	0		0		37	3			
Fh	Fh0	16	38	44	98	27	85			
	Fh1	16	63	32	3	23	13		**	
	Fh2	0		0		23	4			
Fp	Fp0	8	0	50	42	30	37			
	Fp1	16	69	50	58	30	40			*
	Fp2	16	25	0	0	26	19			
	Fp3	8	13	0	0	26	4			
	Fp4	0	0	0	0	26	4			
Fplf	Fplf0	16	6	54	59	42	12			
	Fplf1	16	81	54	41	42	88	**		
	Fplf2	16	13	0	0	0	0			
Fof	Fof0	18	44	58	38	50	66			
	Fof1	18	56	58	62	50	30			**
	Fof2	0	0	0	0	50	4			
Fip	Fip0	18	0	58	21	49	6			
	Fip1	18	94	58	79	49	94	*		**
	Fip3	18	6	0	0	0	0			
Ft	Ft0	18	0	53	17	50	26			
	Ft1	18	100	53	83	50	70		*	
	Ft2	10	0	0		36	6			
Fam	Fam0	17	76	62	65	52	73			
	Fam1	17	24	62	32	52	25			
	Fam2	9	0	19	11	14	7			
Ml	Ml2	11	100	32	75	25	88			
	Ml8	11	0	32	25	25	12			
Mfm	Mfm1	11	0	32	41	25	72			
	Mfm2	11	36	32	0	25	12			
	Mfm3	11	9	32	3	25	0	**	**	**
	Mfm4	11	0	32	19	25	4			
	Mfm5	11	0	32	34	25	8			
	Mfm6	11	55	32	0	25	4			
Mfl	Mfl1	11	18	32	19	25	8			
	Mfl2	11	18	32	41	25	72			
	Mfl3	11	9	32	0	25	0			

	Mfl4	11	0	32	0	25	12				
	Mfl6	11	0	32	41	25	0				
	Mfl7	11	55	32	0	25	8				
pp	pp1	11	0	32	31	25	0			**	
	pp2	11	0	32	3	25	24				
	pp3	11	100	32	66	25	76				
Mpm	Mpm2	11	0	32	0	25	4			**	
	Mpm4	11	100	32	22	25	92				
	Mpm5	11	0	32	75	25	0				
	Mpm6	11	0	32	3	25	4				
Mpl	Mpl5	11	0	32	34	25	4	*		**	
	Mpl7	11	100	32	66	25	96				
Moip	Moip2	11	100	32	28	21	100	**		**	
	Moip3	11	0	32	25	21	0				
	Moip6	11	0	32	47	21	0				

Примечание: n – объем выборки. Уровень значимости межгрупповых различий по отдельным признакам (хи-квадрат):* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

В ходе попарного сравнения выявлены межгрупповые различия ($p \leq 0,05$) между популяциями: чаинская – киреевская и киреевская – зырянская по пяти, чаинская – зырянская – по четырем признакам. Все популяции различались между собой по частоте встречаемости фенотипов признака Mfm.

Меньшим показателем внутривидового разнообразия (μ) по всему комплексу исследованных признаков характеризовались животные чаинской популяции – $1,68 \pm 0,04$, в киреевской и зырянской популяциях величина данного показателя несколько выше – $2,05 \pm 0,04$ и $2,03 \pm 0,04$ соответственно. Однако доля редких фенотипов (h) в чаинской популяции ($0,44 \pm 0,01$) больше, чем в киреевской и зырянской ($0,32 \pm 0,01$ в обоих случаях).

Заключение

Полученные результаты следует считать предварительными, т.к. исследования проводились на относительно малых выборках животных. Выявленное преобладание симметричных соотношений количества отверстий для нервов и кровеносных сосудов на левой и правой стороне черепа указывает на стабильность онтогенеза животных исследованных популяций. По величине интегрального показателя стабильности развития ($0,2 \pm 0,03$) красных полевых территорий их обитания характеризуются как чистые и условно нормальные по качеству среды, что позволяет использовать данные территории в качестве контроля при организации фенотипического мониторинга. По показателю

внутрипопуляционного разнообразия и доле редких фенотипов красные полёвки из популяции центральной части Томской области отличаются от животных юга и юго-востока области.

Список литературы

1. Васильев А.Г. Пакет прикладных программ PHEN 3.0. [Электронный ресурс]. – URL: ecoinf.uran.ru (дата обращения: 12.03.2017).
2. Васильев А.Г., Васильева И.А. Феногенетический мониторинг импактных популяций растений и животных в условиях антропогенного пресса / А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Научные ведомости. – 2009. – № 3(58). – С. 5–12.
3. Васильев А.Г. Коэволюционный потенциал симпатрических видов и его оценка / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Ю.В. Городилова // Современные проблемы биологической эволюции: материалы II Международной конференции. 11–14 марта 2014, г. Москва. – М.: ГДМ, 2014. – С. 25–28.
4. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам /Л.А. Животовский // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38-44.
5. Захаров В.М. Методология оценки здоровья среды / В.М. Захаров, Е.Ю. Крысанов, А.В. Пронин. – М.: Наука, 1996. – 170 с.
6. Здоровье среды: методика оценки / В.М. Захаров, А.С. Баранов, В.И. Борисов и др. – М.: Центр экологической политики России, 2000. – 68 с.
7. Колесов И.П. Численность и экология красной полёвки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) в низовьях р. Колымы / И.П. Колесов, Е.С. Захаров // Успехи современного естествознания. – 2013. – № 8. – С. 16–17.
8. Кохонов Е.В. К оценке состояния среды территорий с разной антропогенной нагрузкой / Е.В. Кохонов, А.С. Аталикова, Н.С. Москвитина // Труды Томского государственного университета. – Серия биологическая: Современные подходы и методы изучения рационального использования и охраны биоразнообразия – Томск: Томский государственный ун-т, 2013. – Т. 284. – С. 80–89.
9. Ларина Н.И., Еремина И.В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов / Н.И. Ларина, И.В. Еремина // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С. 8–52.
10. Левых А.Ю., Ильина Н.В. К вопросу о географической изменчивости краниометрических признаков красной полёвки (*Myodes (=Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779) / А.Ю. Левых, Н.В. Ильина // Экологический мониторинг и биоразнообразие. – 2015. – № 3. – С. 79–87.

11. Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г. Биоразнообразие Томского Приобья: Млекопитающие: учебное пособие. – 2-е изд., испр. и доп. /Н.С. Москвина, Н.Г. Сучкова. – Томск: Издательский Дом ТГУ, 2015. – 328 с.
12. Сорокина Н.В. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зуба m^3 красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) (Rodentia, Cricetidae) северной и средней тайги Тюменской области /Н.В. Сорокина // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, № 1(5). – С. 1154–1157.