

УДК 575.17 : 599.323.4

## ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (*ARVICOLA TERRESTRIS*) ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

В. Н. Песков, И. Г. Емельянов

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 15 марта 1999

**Фенетический анализ популяционной структуры водяной полевки (*Arvicola terrestris*) Центральной и Восточной Палеарктики.** Песков В. Н., Емельянов И. Г. — Методами фенетического анализа исследована популяционная структура водяной полевки. Выявлены основные причины, которые обуславливают специфичность фенотипической структуры отдельных популяций, а также групп популяций. Установлена таксономическая однородность водяной полевки на большом отрезке ее ареала.

Ключевые слова: водяная полевка, фен, фенетический анализ, популяция, структура.

**Phenetical Analysis of Water Vole (*Arvicola terrestris*) Population Structure in Central and Eastern Palaearctics.** Peskov V. N., Emelyanov I. G. — Population structure of water voles was examined by methods of phenetical analysis. Main basic factors which cause the specificity of phenotypical structure of some populations and also of groups of populations were shown. Taxonomic uniformity of water voles was shown on the great part of their natural habitat.

Key words: water vole, phen, phenetical analysis, population structure.

### Введение

Водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.) относится к числу наиболее распространенных и весьма полиморфных видов семейства Arvicolinae. Высокая численность животных в природных популяциях и огромное количество музейного материала делают этот вид весьма перспективным в плане изучения различных аспектов внутривидовой изменчивости и прежде всего его популяционной структуры. Актуальность такого рода исследований определяется тем, что до настоящего времени среди териологов нет единства в вопросах внутривидовой систематики водяной полевки (Громов, Ербаева, 1995; Пантелеев, 1996).

Анализ популяционной структуры вида обычно состоит в сравнении между собой выборок из достаточно удаленных и изолированных популяций видового ареала (Dobzhansky, 1933; Тимофеев-Ресовский и др., 1965). В настоящее время с этой целью все чаще используются методы фенетики (Вегу, 1963; Яблоков, 1979, 1982; Yablokov et al., 1980; Васильев, 1982, 1992).

### Материал и методы

Основу настоящего исследования составляют результаты обработки серии черепов из 25 географических популяций (их условные обозначения см. Песков, Емельянов, 2000), охватывающих значительную часть ареала водяной полевки и различающихся как по характеру населяемого ими ландшафта (пойменные и плакорные, горные и равнинные), так и по степени пространственной изоляции.

В общей сложности просмотрено более 2 тысяч черепов из рабочей коллекции П. А. Пантелеева. Две выборки из Якутии (вилуйская и якутская) предоставлены в наше распоряжение Н. Г. Соломоновым. Каждый череп описывался по совокупности неметрических признаков (фенов) по определенной схеме (Песков, Емельянов, 2000). Большая часть фенов взята из литературных источников (Васильев, 1984; Васильев и др., 1992; Васильева, Васильев, 1984; Ларина, Еремина, 1988; Галактионов и др., 1991). При выделении и описании фенов мы руководствовались работами С. И. Огнева (1950) и Н. Н. Воронцова (1982), в которых приводится достаточно подробное описание строения черепа и общепринятая номенклатура для Cricetidae.

Для всех популяций фенетический анализ выполнен по 13 феном, а для 20 — по 26 феном. С целью сравнения выборок по совокупности фенов был проведен расчет фенетических дистанций как средней меры дивергенции (MMD) и среднеквадратических отклонений (MSD) по формулам Смитта и Берри в модификации Сьевальда (Sjovold, 1973 — цит. по А. Г. Васильеву и др., 1992) с использованием пакета прикладных программ "Phen" (Version 2.1), разработанного А. Г. Васильевым. Из соображений экономии места, матрица дистанций в статье не приводится. Структура сходства исследованных выборок *Arvicola terrestris*

получена в результате неметрического многомерного шкалирования матрицы MMD-дистанций методом наименьшего стресса (Дэйвисон, 1988), а также ее кластеризацией по методу Уорда (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989). При этом, если величина стресса (меры соответствия) не превышала 10%, результат неметрического шкалирования матрицы MMD признавался удовлетворительным. Все необходимые расчеты выполнены с использованием статистического пакета "CSS" (Stat Soft, Inc., США). Кроме этого, для каждой выборки рассчитывался показатель уникальности (U) как среднеарифметическое из всех MMD, характеризующих отличие данной популяции от остальных (Васильева, Васильев, 1992).

### Результаты и обсуждение

Как видно из рисунка 1, удвоение числа проанализированных фенов не привело к существенным изменениям в распределении популяций в пространстве первой и второй координатных осей. В обоих случаях получено удовлетворительное решение вопроса о структуре фенетического сходства популяций (стресс=9,3%). Вместе с тем, вполне очевидно, что фенетическое исследование популяций по 26 фенам позволяет получить более определенные и достоверные результаты, чем при использовании 13 фенов. Поэтому весь нижеизложенный анализ касается в основном только 20 популяций, проанализированных по 26 фенам.

В результате сравнительного изучения фенетической структуры 20 популяций было установлено, что из 190 попарных сравнений максимальный уровень достоверности ( $P < 0,001$ ) отмечен для 180 значений MMD (94,7%) и лишь в 3 случаях (1,6%) различия оказались недостоверными — между ровенской и колыванской (MMD=0,005), сарыкопинской и качирской (MMD=0,005), вилюйской и якутской (MMD=0,028) популяциями. В последнем случае на значении MMD, по-видимому, сказывается небольшой объем вилюйской выборки ( $n=24$ ), из-за чего результаты фенетического анализа этой популяции рассматриваются нами как предварительные.

Минимальными ( $P < 0,05$  и  $P < 0,01$ ) оказались фенетические дистанции между популяциями, населяющими юг Западной Сибири и Северный Казахстан: сарыкопинской, ишимской, жаркольской, ровенской, качирской, и колыванской. Несмотря на существенную географическую удаленность и различную ландшафтную приуроченность (пойменные и плакорные), все эти популяции образуют относительно ком-

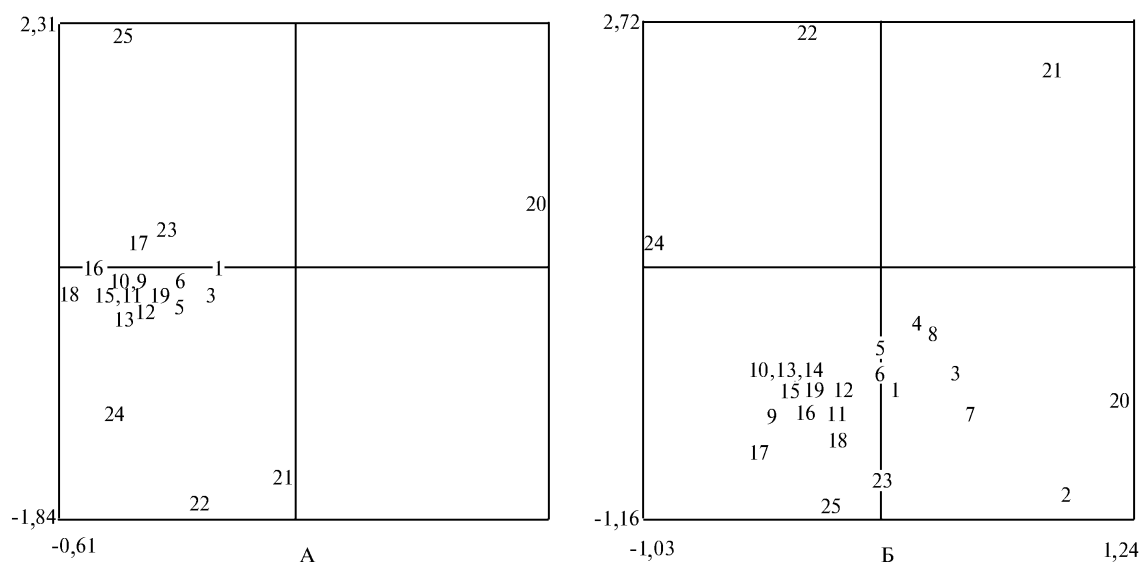


Рис. 1. Структура сходства популяций водяной полевки по частоте встречаемости 26 (А) и 13 (Б) фенов черепа, полученная после нелинейного многомерного шкалирования матрицы MMD методом наименьшего стресса (стресс=9,3 %).

Fig. 1. Structure of similarity of populations of water voles for encounter frequency of 26 (A) and 13 (B) skull phens, obtained after non linear multidimensional scaling of MMD matrix by least stress method (stress=9.3 %).

пактную группу с незначительной степенью фенетической дифференциации (MMD=0,005–0,087) и со сравнительно низким уровнем фенетической уникальности каждой из них ( $U=0,086-0,121$ ). По-видимому, это результат генетической общности популяций этого обширного региона.

К этой группе очень близки обе якутские популяции (рис. 1), что позволяет поставить под сомнение их подвидовой статус (*A. t. jacutensis* Ognev, 1933), до сих пор принимаемый большинством исследователей (Громов, Ербаева, 1995). Нет никаких оснований и для выделения в качестве самостоятельного подвида (*A. t. pallasi* Ognev, 1913) популяций водяной полевки, населяющих бассейн р. Обь и ее притоков, поскольку изученная нами пуровская популяция по своей фенетической структуре весьма близка к сарыкопинской (MMD=0,031), ишимской (MMD=0,049) и другим популяциям, населяющим юг Западной Сибири и Северный Казахстан и относимым С. И. Огневым к подвиду *A. t. kuznetzovi* Ognev, 1933 (Огнев, 1950). В свою очередь, с этой группой популяций фенетически достаточно сходны пинская, вологодская, ахтубинская и другие из восточно-европейского региона, которые по С. И. Огневу (1950) относятся к номинативному подвиду *A. t. terrestris* L., 1758.

В целом, как свидетельствуют результаты фенетического анализа (рис. 1), большая часть изученных популяций водяной полевки, населяющих весьма обширную территорию от Беларуси на западе до Якутии на востоке и от низовий Оби, Пур, Лены и других сибирских рек на севере до Северного Кавказа, Северного Прикаспия и Восточного Казахстана на юге, по всей видимости, относится к номинативному подвиду *A. t. terrestris* L., 1758.

В наибольшей степени дифференцированными и поэтому наиболее фенетически уникальными являются кавказские (малкинская, чегемская, безенгийская, кокмадагская и аггёльская), а также днестровская популяции *A. terrestris* (рис. 1). Однако ни одна из них сколь-нибудь существенно генетически не изолирована от остальных популяций данного вида. Так, водяные полевки чегемской популяции фенетически близки к полевкам из безенгийской популяции (MMD=0,059), которые, в свою очередь, достаточно сходны с кокмадагскими (MMD=0,094). Кокмадагская популяция через кизлярскую (MMD между ними равно 0,152) связана с популяциями из дельты Волги и Северного Прикаспия. Степень фенетической дивергенции малкинской (MMD=0,245–0,488) и аггёльской (MMD=0,146–0,586) популяций по отношению ко всем остальным не достигает подвидового уровня, согласно градации MMD, предложенной для мелких мышевидных грызунов А. Г. Васильевым (1992). Кроме того, значительная фенетическая уникальность кавказских популяций очевидно обусловлена определенной их изоляцией, следствием чего является эффект дрейфа генов. В пользу последнего предположения свидетельствуют как факты необычайно высокой концентрации в этих популяциях редких фенов, свойственных виду в целом, на что мы уже указывали (Песков, Емельянов, 2000), так и обнаружение А. С. Серебровским (1927) феномена дрейфа генов в небольших изолированных горных популяциях домашних кур на Северном Кавказе.

Все это позволяет заключить, что на современном уровне наших знаний исследованные популяции водяной полевки следует относить к номинативной форме *A. t. terrestris*, а существующий уровень фенетической дивергенции некоторых из них не позволяет придать им подвидовой таксономический статус. К аналогичному выводу пришел П. А. Пантелеев (1996), проанализировав внутривидовую изменчивость экстерьерных и краниометрических признаков у водяной полевки.

Одним из важнейших факторов, определяющих степень фенетической дифференциации популяций водяной полевки, является приуроченность их поселений к бассейну той или иной крупной реки. Подтверждением этому служит уже упоминавшийся факт фенетической однородности популяций, населяющих Обь-Иртышский бассейн с междуречьями этих сибирско-казахстанских рек, а также данные, приведенные на рисунке 2. На нем показана структура фенетического сходства 15 выборок водяной полевки, полученная в результате трехмерного шкалирования матрицы

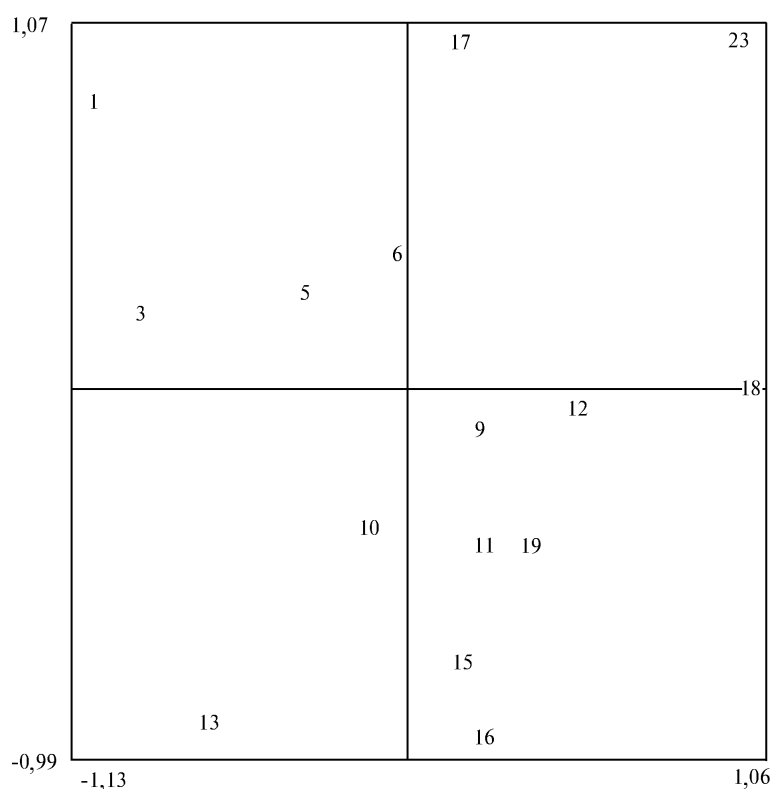


Рис. 2. Структура сходства 15 популяций водяной полевки по частоте встречаемости 26 фенотипов черепа, полученная после нелинейного многомерного шкалирования матрицы MMD методом наименьшего стресса (стресс=10,6 %).

Fig. 2. Similarity structure of 15 populations of water voles for encounter frequency of 26 skull phenotypes, obtained after nonlinear multidimensional MMD matrix scaling by least stress method (stress=10,6 %).

MMD после изъятия из анализа пяти наиболее дифференцированных выборок (20, 21, 22, 24 и 25). Несмотря на то, что величина стресса превышает 10% (стресс=10,6%), расположение выборок в пространстве 1 и 2 координатных осей достаточно хорошо отражает уровень фенетического сходства популяций, определяемый как фактором географической изоляции (прежде всего популяции 1, 17 и 23), так и принадлежностью к совокупности популяций из бассейна той или иной реки. Последнее можно проиллюстрировать на примере популяций из бассейна Волги (3 и 5), Волго-Уральского междуречья (6) и Обь-Иртышского бассейна (9–16). Однако наиболее показательны в этом плане сравнения величины фенетических дистанций между популяциями, обитающими в бассейне одной и той же и разных рек. Так, например, при сравнении фенетической структуры популяций по 15 фенотипам различия между днестровской (Молдавия) и донской популяциями ( $MMD=0,358$ ) в 6 раз больше таковых между вологодской и волго-ахтубинской ( $MMD=0,056$ ), обе из бассейна Волги, хотя во втором случае расстояние между популяциями почти в 2 раза превышает расстояние между двумя первыми.

По степени сходства фенетической структуры все изученные популяции можно подразделить на 2 группы (рис. 3). Первую группу по составу входящих в нее популяций, можно условно обозначить как «западную». Ядро группы образовано популяциями из восточно-европейского региона. В состав «восточной» группы входят водяные полевки, населяющие юг Западной Сибири, Северный Казахстан и Якутию. В пределах обеих этих групп несколько особняком стоят фенетически наиболее уникальные популяции Северного Кавказа и Закавказья. Одной из наиболее вероятных

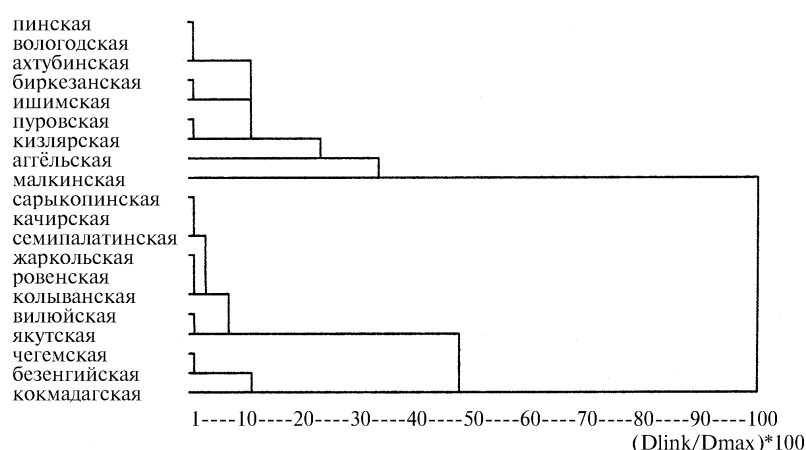


Рис. 3. Структура сходства популяций *Arvicola terrestris* по частоте встречаемости 26 фенов черепа, полученная в результате кластеризации матрицы MMD по методу Уорда.

Fig. 3. Structure of similarity of populations *Arvicola terrestris* for encounter frequency of 26 skull phens, obtained as a result of MMD matrix clustering by Ward method.

причин такой структурированности сплошного участка ареала водяной полевки может быть история его становления (Рековец, 1989) и последующее формирование фенооблика географических популяций под воздействием конкретных условий среды их обитания.

### Заключение

Проведенный нами фенетический анализ популяционной структуры водяной полевки позволяет заключить, что изученные популяции фенетически достаточно однородны и относительно слабо дифференцированы. Степень фенетической дифференциации популяций водяной полевки прежде всего определяется их пространственной изоляцией, особенно в горах, где существуют различные физико-географические преграды, а также их приуроченностью к определенному водному бассейну. Установленный масштаб фенетических различий между географическими популяциями водяной полевки несколько ниже по сравнению с таковым у мелких мышевидных грызунов (Васильев, 1992) и, по всей видимости, в большинстве случаев не достигает подвидового уровня генетической дивергенции. Подобная особенность данного вида, по нашему мнению, связана с более крупными размерами водяной полевки, ее высокой индивидуальной активностью (миграции до нескольких километров), способностью к пассивному расселению в период половодий на большие расстояния, а также двукратным в течение года миграциям от околородных станций на луга и поля осенью и обратно весной (Пантелеев, 1968).

Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. — М.: Наука, 1982. — С. 15–24.

Васильев А. Г. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*) // Популяцион. экология и морфология млекопитающих. — Свердловск, 1984. — С. 3–19.

Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. — Киев, 1992. — 46 с. — (Препр. / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1).

Васильев А. Г., Валяева Е. А., Малафеев Ю. М. Изучение фенотипического разнообразия популяций ондатры в связи с ее акклиматизацией на севере Западной Сибири // Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих. — Киев, 1992. — С. 16–36. — (Препр. / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.2).

Васильева И. А., Васильев А. Г. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяцион. экология и морфология млекопитающих. — Свердловск, 1984. — С. 53–70.

- Васильева И. А., Васильев А. Г. Фенетический анализ популяционного разнообразия и дивергенция полевков группы *Alticola macrotis* // Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих. — Киев, 1992. — С. 37–55. — (Препр. / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.2).
- Воронцов Н. Н. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть I. Морфология и экология. — Л.: Наука, 1982. — 451 с. — (Фауна СССР; Млекопитающие. Т. 3, вып. 6).
- Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Николаева Н. Ф. и др. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами *Longistriata minuta* и *Heraticola heratica* // Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур. — Новосибирск, 1991. — С. 64–85.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — С.-Пб., 1995. — 239 с.
- Дэйвисон М. Многомерное шкалирование: Методы наглядного представления данных. — М.: Финансы и статистика, 1988. — 254 с.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. — М.: Наука, 1988. — С. 8–52.
- Огнев С. И. Грызуны. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — 559 с. — (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 7).
- Олдендерфер М. С., Блэшфилд Р. К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. — М.: Финансы и статистика. — 1989. — С. 139–201.
- Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. — М.: Наука, 1968. — 255 с.
- Пантелеев П. А. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и краниометрических признаков у подвидов водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) // Вестн. зоологии. — 1996. — № 3. — С. 21–25.
- Песков В. Н., Емельянов И. Г. Фенетика и феногеография водяной полевки (*Arvicola terrestris* L., 1758) // Вестн. зоологии. — 2000. — № 3. — С. 39–44.
- Рековец Л. И. Эволюция рода водяных полевков (*Arvicola*, Rodentia) и становление его ареала на территории Восточной Европы // Тр. Зоолог. ин-та АН СССР, 1989. — 189. — С. 56–82.
- Серебровский А. С. Генетический анализ популяций домашних кур горцев Дагестана // Журн. эксперимент. биологии, 1927. — 3. — С. 62–146.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Циммерман И. К. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrisomelina* F. (Coleoptera) // Тр. Ин-та биол., 1965. — 5, вып. 44. — С. 27–63.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. — М.: Наука, 1979. — 136 с.
- Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. — М.: Наука, 1982. — С. 3–14.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetics (Cambridge). — 1963. — 4. — P. 195–200.
- Dobzhansky Th. Geographical variation in lady-beetles // Amer. Natur., 1933. — 67, pt. 2. — P. 97–126.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanov A. S. Population structure, geographic variation and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*) // Evolut. Biol, 1980. — 12. — P. 91–127.