

Windig J. Evolutionary genetics of fluctuating asymmetry in the peacock butterfly (*Inachis io*) Heredity. 1998. Vol. 80, P. 382–392.

Windig J., Nylin S. Adaptive asymmetry in wings of male Sreckled Wood butterflies (*Pararge aegeria*)? Proc. R. Soc. Lond. B266. 1999. P. 1413–1418.

Windig J., Rintamaki P., Cassel A., Nylin S. How useful is fluctuating asymmetry in conservation biology: Asymmetry in rare and abundant *Coenonympha* butterflies // Journal of Insect Conservation. 2000. Vol. 4, P. 253–261.

МНОГОМЕРНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ГРЫЗУНОВ ГОРНОГО АЛТАЯ И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В.Ю. Ковалева, В.М. Ефимов, *А.Л. Маркель

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия;

*Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия.

Известно, что под внешним фенотипическим разнообразием в природных популяциях скрывается еще и генотипическая составляющая. Однако оценить ее долю можно только в лабораторных условиях. Ранее на лабораторных грызунах была показана довольно высокая наследуемость краниометрических признаков (0.4–0.6). Для того, чтобы оценить наследуемость получаемых из них компонент, достаточно обращаться с ними, как с обычными признаками (Рокицкий, 1974).

На рисунке 1 приведена теоретическая схема взаимного расположения родительских поколений и их гибридов в случае простейшей аддитивно-доминантной модели наследования, если мы рассматриваем одновременно несколько признаков (Мазер, Джинкс, 1985; Маркель и др., 2001). В рамках этой модели F_1 может находиться в любой точке плоскости в зависимости от степени доминирования. Но F_2 обязательно находится посередине между a и F_1 .

На рисунке 2 представлены результаты скрещивания двух линий лабораторных крыс, НИСАГ и ИАГ. Взяты черепа родителей и гибридов первого и второго поколений (самцы, 56 экз.). У всех животных промерено 17 краниометрических признаков. Средние всех четырех выборок обработаны методом главных компонент. Из рисунка 2 видно, что по первой компоненте (70% общей изменчивости) наблюдается гетерозис. Гибриды F_1 значительно превышают по размерам обе родительские линии. В различия между родительскими линиями (третья компонента, 3% общей изменчивости) основной вклад вносит межглазничная ширина (0.648). В целом черепа НИСАГ имеют укороченную лицевую часть и более широкую и длинную мозговую часть черепа.

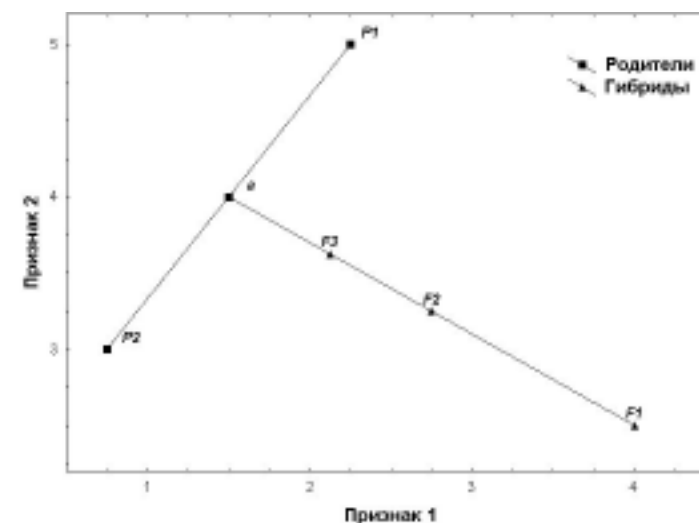


Рис. 1. Расположение центроидов выборок в многомерном случае при аддитивно-доминантной модели наследования (а — среднее между родительскими линиями).

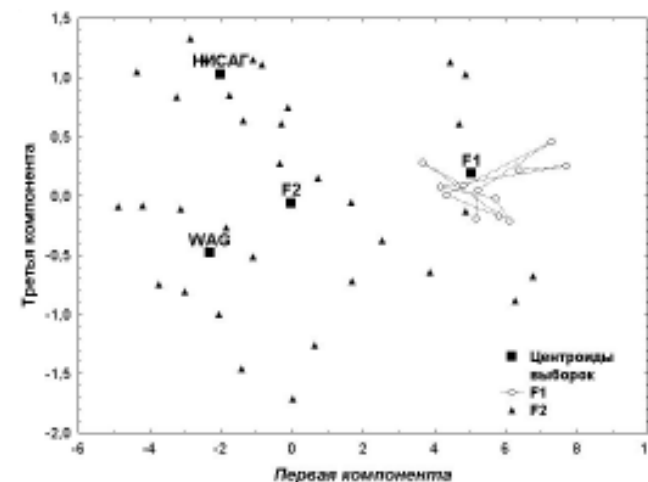


Рис. 2. Многомерный анализ наследуемости промеров черепа лабораторных крыс.

Расположение F_1 и F_2 согласуется с аддитивной моделью наследования, поскольку по оси Y они находятся примерно посередине между обеими родительскими линиями. Это значит, что в направлении третьей компоненты эффект доминирования практически отсутствует. Коэффициент наследуемости в узком смысле $h^2=0.82$ (Маркель и др., 2001). Дисперсия F_1 достоверно меньше дисперсии F_2 ($F_{(31;11)}=5.65; p<0.01$).

По мнению С.С.Шварца (1980), одним из существенных факторов, определяющих различия в пропорциях черепа, является скорость роста животных, маркером которой является межглазничная ширина. Поэтому есть основания полагать, что изменчивость по компоненте «аддитивной наследуемости» отражает наследственно обусловленные различия между особями по скорости роста.

Полученные в эксперименте направления изменчивости сравнены с главными компонентами выборок из природных популяций четырех видов мышевидных грызунов Горного Алтая — полевки-экономки, красной, красно-серой полевки и восточно-азиатской мыши, — а также водяной полевки Западной Сибири (табл.).

Таблица. Коэффициенты корреляции компонент «гетерозиса» (Г) и «аддитивной наследуемости» (А) с главными компонентами краниометрической изменчивости природных популяций (в скобках — номера главных компонент природных популяций)

Вид	<i>M.oeconomus</i>	<i>A.peninsulae</i>	<i>A.terrestris</i>	<i>C.rutilus</i>	<i>C.rufocanus</i>
n	350, самцы	72	901, сеголетки	67	73
Г	0.998(I)	0.996(I)	0.996(I)	0.987(I)	0.997(I)
А	0.780(II)	0.654(III)	0.718(II)	0.522(III)	0.727(III)

Компонента «аддитивной наследуемости» — это фактически компонента скорости роста, подверженная, как было показано нами ранее, влиянию ранневсенних температур, опосредованному через сдвиг сроков начала размножения. Следовательно, по одним и тем же признакам популяция может иметь значительную долю генотипического разнообразия и в то же время чутко реагировать на изменения условий внешней среды. По-видимому, для важных адаптивных признаков так и должно быть. В этом случае популяция имеет двойной резерв — на уровне отдельной особи в пределах ее нормы реакции и на уровне популяции в пределах ее генотипического разнообразия.

Чтобы посмотреть в динамике найденные компоненты, по каждой из компонент вычислены годовые средние (рис. 3). Было замечено, что пики на кривой «аддитивной наследуемости» (скорости роста) предшествуют пикам на кривой «гетерозиса» (размеров черепа). Чтобы подчеркнуть эту закономерность, последняя сдвинута на год вперед (рис. 3). В явном виде эта зависимость изображена на рис. 4. Оказалось, что скорость роста в текущем году определяет размеры черепа полевки на следующий год. Для высокой скорости роста размеры черепа достигают предельных значений и выходят на плато.

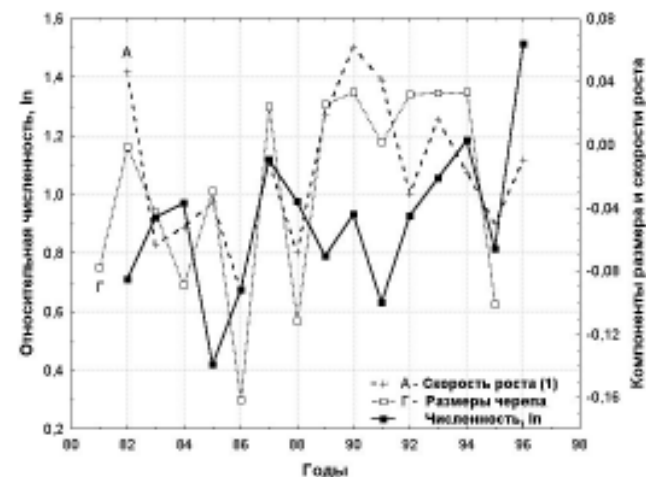


Рис. 3. Динамика численности и компонент размеров (А) и скорости роста (Г, лаг 1 год) черепа полевки-экономки.

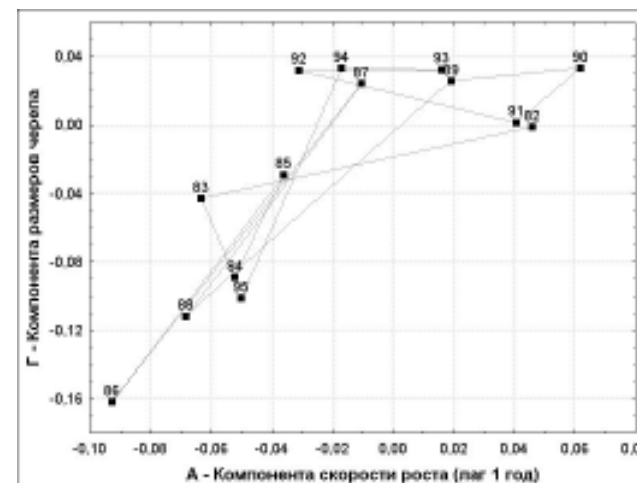


Рис. 4. Зависимость размеров черепа полевки-экономки от скорости роста в предыдущем году (годовые средние)

Каким образом в природных популяциях может реализовываться подобная закономерность? Из результатов лабораторного эксперимента (рис.2.) видно, что гибридизация гомозигот с различающейся скоростью роста приводит в следующем поколении к увеличению размеров черепа вследствие гетерозиса. Если допустить, что в природе происходит аналогичный процесс, то возможен следующий сценарий. Из локальных местообитаний, в которых обитает полевка-экономка, во второй половине лета происходят миграции неполовозрелых особей в соседние местообитания. Если весьма осторожно предположить, что мигрирующие особи генетически отличаются по скорости роста, то их скрещивание с резидентами весной следующего года приведет к увеличению размеров черепа у потомков. В следующих поколениях этот эффект рассыпется из-за генетического расщепления. Конечно, это всего лишь гипотеза, которая нуждается в дальнейшей проверке.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Комиссии РАН по работе с молодыми учеными (Ковалева В.Ю., грант № 264–1999).

ЛИТЕРАТУРА

- Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
Маркель А.Л., Ефимов В.М., Ковалева В.Ю., 2001. // Докл. конф. пам. А.А.Ляпунова. Новосибирск: ОИИ СО РАН. С.399–403.
Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
Рокицкий П.Ф. 1974. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйшая школа. 448 с.

О ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ЛЕСНОЙ МЫШИ ЮЖНОГО УРАЛА

Н.Е. Колчева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург,
Россия

В современной систематике млекопитающих группа видов лесных и полевых мышей является одной из самых сложных. Традиционная неразработанность их таксономии связана с известными сложностями видовой (и тем более внутривидовой) диагностики, обусловленными высокой морфологической изменчивостью и кариологической близостью форм.

Исследования последних лет с применением методов электрофоретического разделения белковых систем внесли определенную ясность в диагностику, систематику и эволюцию европейских видов. Новые данные сравнительно-кариологического анализа, включающие характеристику гетерохроматина и ЯОР, повышают точность биохимической диагностики, резко усиливая возможности таксономической дифференциации лесных мышей.

В результате проведенных изысканий в настоящее время признается существование до восьми европейских видов подрода *Sylvaemus*. Однако одномасштабная генетическая, в том числе электрофоретическая, методика исследований пока применена к этим видам лишь в отдельных регионах. Поэтому, несмотря на указанные достижения, о географическом распространении диагностированных форм известно недостаточно. Это касается, в частности, типового вида подрода — обыкновенной лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* L.) и его отношения к малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) (Громов, Ербаева, 1995). Кроме того, плохо известны восточная граница распространения *A. (S) sylvaticus* и западная граница *A. (S) uralensis*.

Решению этих проблем может способствовать изучение эколого-морфологической изменчивости серийного материала из разных регионов с выборочным генетическим типированием. В подобном диагнозе нуждаются и лесные мыши Уральского региона, поскольку вопрос об их видовой принадлежности долгое время оставался открытым. Судя по описаниям ареала, здесь обитает *A. uralensis*, распространяясь на север до Среднего Урала и Зауралья (Воронцов и др., 1992; Громов, Ербаева, 1995).

В данном исследовании мы ограничились анализом выборок южно-уральских популяций лесных мышей, для нескольких экземпляров из которых С.В. Межжериным был проведен электрофоретический анализ, показавший их принадлежность к *A. microps* (= *uralensis*).

Изучали изменчивость качественных и количественных экстерьерных признаков (L — длина тела, Ca — длина хвоста, Pl — размер задней ступни, Au — высота уха, наличие горлового пятна), краниальные параметры и особенности размножения взрослых лесных мышей без разделения их по полу. Анализировали следующие краниометрические признаки: CBL — кондилобазальную длину черепа, IOг — межглазничную ширину, Zug — наибольшую скуловую ширину, VKb — ширину черепа в области слуховых барабанов, HKb — высоту черепа со слуховыми барабанами, Lbu — длину булл, Dias — длину диастемы верхней челюсти, LNa — длину носовых костей, LFI — длину резцовых отверстий, BFI — ширину резцовых отверстий, M¹⁻³ — длину верхнего зубного ряда, длину M¹, ширину M¹, M₁₋₃ — длину нижнего зубного ряда.

Исследовали серийный материал по лесным мышам, обитающим в полосе сосново-березовых лесов предлесостепной зоны (Челябинская обл., Ильменский заповедник), и в пойменных лесах степной зоны (Оренбургская обл., с. Айтуарка на р. Урал, с. Спасское на р. Большой Ик.). Для сравнения использовали литературные данные по морфологической изменчивости лесных мышей Кавказа (Воронцов и др., 1992), Украины, Молдавии и Алтая (Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, Михайленко, 1991). Определяли стандартные статистические параметры и проводили по парные сравнения средних величин по t-критерию Стьюдента (табл.).

Анализ исследованных признаков показал значительные отличия уральских аподемусов от всех других форм, по общим размерам и пропорциям черепа (рис.). В силу достаточно крупных размеров ильменские, айтуарские и спасские мыши по ряду признаков, характеризующих общие размеры тела и черепа (L, CBL, Zug,