
© А.Ю. ЛЕВЫХ, Г.Г. ПУЗЫНИНА

aljurlev@mail.ru

УДК 504. 054.

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ УРБОЭКОСИСТЕМЫ

АННОТАЦИЯ. В работе проанализировано интегрированное влияние факторов урбанизации на фенетическую структуру популяций клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.) и мелких млекопитающих — красной полевки (*Clethrionomys rutilus* P.) и обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.). В популяциях клопа-солдатика г. Ишима показано возрастание фенетической изменчивости и, соответственно, частоты проявления редких фенотипов меланизированного рисунка надкрыльев по мере нарастания антропогенной нагрузки. Популяционные группы мелких млекопитающих, обитающие на территории лесопарка в пределах города отличаются от контрольных частотами фенотипов неметрических признаков черепа. Интегрированное воздействие факторов урбанизации приводит к усилению внутривидовой дифференциации. Фенетические дистанции (ММД) между выборкой зверьков из лесопарка и реликтового местообитания в 16 километрах от города, рассчитанные по комплексу 25 у красной полевки и 9 у обыкновенной бурозубки признаков, в 2 раза превышают уровень, определенный для относительно изолированных внутривидовых поселений красной полевки в пределах сплошного ареала и соответствует уровню соседних популяций, изолированных 30-40 км ландшафтно-географической преградой.

SUMMARY. In the given work the integrated influence of the factors of urbanization on the phenetic structure of populations of firebugs (*Pyrrhocoris apterus* L.) and small mammals — red-backed voles (*Clethrionomys rutilus* P.) and common shrew (*Sorex araneus* L.) is analyzed. In the populations of firebugs in Ishim the increase in phenetic variability and, accordingly, the frequency of the development of rare phenes of the drawings on their backs according to the increase of anthropogenic load is shown. The population groups of small mammals, living on the territory of a forest park within the city boundaries, differ from the control ones by the frequencies of phenes of non-metrical characters of skulls. The integrated influence of the factors of urbanization leads to strengthening of intraspecific differentiation of populations of small mammals. Phenetic distances (MMD) between the selections of small mammals from the forest park and the relic habitat not far from the city (16 kilometers), calculated according to the complex of 25 characters for the red-backed voles and 9 characters for the common shrew, twice exceed the level defined for rather isolated intrapopulation settlements of the red-backed vole within the continuous area and correspond to the level of the nearest populations isolated by a 30-40-km landscape and geographical barrier.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Фен, фенетическая структура, популяция, изменчивость.

KEY WORDS. Phene, phenetic structure, population, variability.

Популяция всегда находится в зависимости от условий среды. На протяжении всей истории жизни популяции естественный отбор стремится сохранить те генотипы, которые приводят к образованию фенотипов, наиболее хорошо соответствующих комплексу внешних условий, преобладающих в данное время и в данном месте. В условиях усиливающейся антропогенной нагрузки возрастает роль биологического мониторинга, характеризующего состояние популяций и сообществ живых организмов при интегрированном воздействии различных факторов, а через них, косвенно, и состояние окружающей среды. Первостепенное внимание при этом уделяется наиболее универсальным параметрам функционирования живых систем: изменчивости и развитию [7].

Одним из показателей неблагоприятной экологической обстановки служит расширение фенотипической изменчивости. В течение ряда десятилетий изучается изменчивость рисунка надкрылий у двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*), природа индустриального меланизма у бабочки березовой пяденицы (*Biston betularia*) в Англии, изменчивость неметрических признаков черепа у мелких млекопитающих и т.п. Показана генетическая природа фенотипической изменчивости и высказано предположение о влиянии на нее климатических условий и антропогенных факторов окружающей среды [3]. Известны данные по фенотипическому анализу рисунка надкрылий у клопа-солдатика на популяционном уровне и зависимости от факторов среды [1, 4, 6,8,11].

Удобными модельными объектами эколого-биологических исследований являются насекомые и мелкие млекопитающие. Насекомые характеризуются массовостью, доступностью, широким спектром изменчивости меланистического рисунка, что позволяет анализировать особенности реализации генетической программы морфогенеза и возникновения фенотипического разнообразия. Мелкие млекопитающие обладают тесными связями с различными компонентами экосистем, коротким жизненным циклом, высокой чувствительностью к изменениям среды, широким набором адаптаций и способностью к их быстрой реализации в новых условиях.

Цель данной работы заключалась в изучении фенетической изменчивости популяций животных на территории г. Ишима.

Материалы и методы исследований. Материалом для работы послужили выборки клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.), собранные в мае 2012 г. в четырех районах г. Ишима с разной антропогенной нагрузкой (железнодорожный парк, городская свалка, перекресток автомагистралей улиц К. Маркса и Артиллерийской, бывший гараж с/х техники) и коллекция черепов красной полевки (*Clethrionomys rutilus* P.) и обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.), отловленных в период с 1996 по 2011 гг. методом массового неизбирательного отлова ловушками Геро на территории лесопарка «Народный парк» г. Ишима и на территории реликтового бора в окр. д. Синицино Ишимского района в 16 км от города (контроль).

Проанализировано 120 экземпляров клопов, по 30 из каждой популяции. Изучено четыре элемента рисунка надкрылий: черное верхнее пятно и нижнее, черное верхнее окаймление на красном фоне и нижнее (рис. 1). Достоверность внутри и межпопуляционных различий по фенотипическим классам определяли с помощью критерия χ^2 К Пирсона [10].

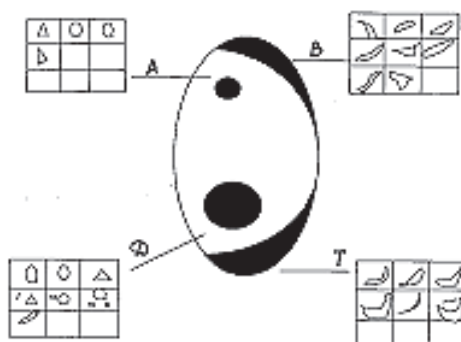


Рис. 1. Изменчивость основных элементов рисунка надкрылий клопа-солдатика

Обследовано 160 черепов красной полевки (101 — из окр. д. Синицино Ишимского района, контроль; 59 — из Народного парка) и 210 черепов обыкновенной бурозубки (103 — контроль; 107 — опыт). У красной полевки анализировали 37 фенотипических признаков черепа, у обыкновенной бурозубки — 13 фенотипических признаков черепа. В работе использовали каталог фенотипических признаков черепа, разработанный А.Г. Васильевым с соавторами [4]. Фены, проявившие существенную ($g \geq 0,3$) связь с размерами тела, черепа, друг с другом, и фены, по которым в анализируемых выборках не проявилось изменчивости, были исключены из дальнейшего анализа. Расчет средних фенетических дистанций у красной полевки осуществляли по 25 признакам, у обыкновенной бурозубки — по 9. Статистическую обработку данных производили по программам Phen и Statan [3-5].

Результаты исследований и их обсуждение. В анализируемых популяциях клопа-солдатика выделено 24 фена меланизированной окраски крыльев: по элементу А — 4 фена, В — 8, по Д — 7 и Т — 6 (табл. 1). Частотный состав фенотипических признаков в каждой популяции различен. По элементу А выявлено 4 фена, встречающиеся в популяциях гаража (2) и свалки (3), и 3 фена, встречающихся в популяциях парка (1) и перекрестка (4). В популяциях 2,3,4 преобладает фен А₁ (24%, 26%, 48%), в популяции 1 — фен А₂ (28%). По верхнему черному окаймлению выявлено 8 фенотипических признаков. В популяции 1 представлено только четыре фена из восьми. Преобладающих фенотипических признаков по элементу В не выявлено. По нижнему черному пятну наименьшее количество фенотипических признаков (5) представлено в популяции 1 и наибольшее (7) в популяции свалки. В популяциях 2,3,4 доминирует фен Д₁, а в популяции парка — Д₃. По нижнему черному окаймлению отмечено 6 фенотипических признаков. В популяции свалки представлены все 6 фенотипических признаков, в то время как в парке — только 3 фена. В популяциях 3 и 4 преобладает фен Т₅, в популяции 2 — фен Т₂, а в популяции 1 — фен Т₃.

Таблица 1

Частоты фенотипов рисунка надкрыльев в популяциях клопа-солдатика г. Ишима

Популяции	Частоты фенотипов элементов рисунка надкрыльев																												Кол-во фенотипов
	Элемент А				Элемент В							Элемент Д							Элемент Т										
	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	B ₅	B ₆	B ₇	B ₈	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆				
1. парк	10	14	6		9	7	7	6					8	3	13	4	2				8	6	16				15		
2. гараж	12	7	8	3	3	3	5	7	4	4	4		7	2	2	6	8	3	2		6	8	7	6	3		23		
3. свалка	13	2	9	6	4	1	3	5	1	7	5		11	8	1	4	1	5			2	5	3	4	15	1	24		
4. перекресток	24	5	11		6	3	8	5	4	2			18	1	5	4	1	1			6	3	1	9	11		20		

Результаты исследований показали, что наибольшая вариативность фенотипических классов по четырем элементам рисунка надкрылий клопа-солдатика наблюдается в районе свалки (24 фена) и гаража (23 фена). В популяции 4 наблюдали 20 фенов, а в парке — 15.

Внутрипопуляционный анализ по частотам фенов показал достоверно значимые различия ($P \leq 0,05$) в популяции парка по фенам A_2-A_3 , D_3-D_2, D_4, D_5 и T_3-T_1, T_2 . В популяции гаража достоверны различия по фенам A_1-A_4 . В популяции свалки достоверны различия по фенам A_1-A_2 , A_3-A_2 , B_2-B_5, B_6 , D_1-D_3, D_4, D_5 и $T_5-T_1, T_2, T_3, T_4, T_6$. В популяции перекрестка различия достоверны по фенам $A_1-A_{2,3}$, $D_1-D_2, D_3, D_4, D_5, D_6$ и T_3-T_5, T_6 .

Межпопуляционный анализ по частотам фенов показал сходство популяций свалки и гаража. Достоверные различия ($P \leq 0,05$) наблюдаются только по фену T_5 . Между популяциями свалки и перекрестка достоверны различия только по фенам A_3 , D_2 , T_3 , гаража и перекрестка по фенам A_1 , A_3 , D_1 , D_5 , T_5 . Популяции гаража, свалки и перекрестка достоверно отличаются по большинству фенов от популяции парка. Только в популяции свалки выявлены фены B_8 и T_6 . Фен B_7 обнаружен в популяциях свалки и гаража, а фены D_6 , T_5 специфичны для популяций свалки, гаража и перекрестка.

Таким образом, анализ меланистической окраски надкрыльев клопа-солдатика в разных локальных популяциях показал широкий спектр фенотипической изменчивости этого признака. Популяции характеризуются разной вариативностью и частотой встречаемости фенов. Наиболее высоким уровнем вариативности фенов характеризуются популяции, обитающие в районах с высокой антропогенной нагрузкой. Самая высокая вариативность и особенно по фенам D и T отмечена в популяции свалки, где в результате гниения отходов образуется метан, диоксиды, изменяются температурные условия среды. В результате растворения загрязняющих веществ дождевой водой образуется высокоокислительный фильтрат, собирающийся в основании свалки. Для насекомых показана связь меланизации покровов тела с терморегуляцией [1-2]. Основным фактором, обуславливающим высокую изменчивость рисунка надкрыльев в популяциях гаража и перекрестка, является загрязнение от автомобильного транспорта [9]. Широкую фенотипическую изменчивость, наличие специфических фенотипов в районе свалки, гаража и перекрестка следует рассматривать как адаптационную стратегию популяций в ответ на действие антропогенных факторов. Возможно, разнообразие меланистических форм имеет не только модификационную, но и мутационную природу, так как районы, в которых формируются популяции, насыщены мутагенами антропогенного происхождения. Наличие полиморфизма в популяциях божьей коровки наблюдали в свое время Н.В. Тимофеев-Ресовский и Я.Я. Лусис [8]. В популяциях с высокой антропогенной нагрузкой по большинству анализируемых элементов не наблюдается господствующих фенов, что возможно связано с изменением направления отбора и подбором определенного генотипического окружения.

Фенетическое исследование красной полевки и обыкновенной бурозубки показало однородность контрольных и экспериментальных популяций обоих видов по качественному составу фенов и одновременно специфичность каждой группы, проявляющуюся в соотношении их частот. В попарных сравнениях отмечены достоверные различия между синицинской и ишимской выборками

красной полевки по 6 признакам (FTmdu — удвоенное подбородочное отверстие; Fosci — одиночное отверстие на затылочной кости в сочленовой ямке; Fhgsi — одиночное подъязычное отверстие; FPM(-) — отсутствие предзубного отверстия; Fasac — наличие дополнительного крылоклиновидного отверстия; FPMb — наличие предзубного отверстия); обыкновенной бурозубки — по 1 признаку (FMbVI — отверстие на поверхности сочленовного отростка) (табл. 2, 3). Популяция красной полевки из лесопарка отличается от контрольной более низкими частотами всех указанных фенотипов, кроме FTmdu — удвоенного подбородочного отверстия. Экспериментальная популяция обыкновенной бурозубки характеризуется резким (почти в 100 раз) увеличением частоты «редкого» для природной популяции фенотипа FMbVII. Это индицирует реализацию редких, «уклоняющихся» путей развития, и обуславливает существенную морфогенетическую дифференциацию экспериментальной и контрольной популяций.

Средние фенетические дистанции по всему комплексу анализируемых фенотипов между контрольной и опытной выборками красной полевки и обыкновенной бурозубки статистически значимы (табл. 2, 3).

Таблица 2

Сравнение разных выборок красной полевки по частотам фенотипов неметрических признаков черепа

признак	Встречаемость, %		сравнение	
	контроль	опыт	MMD	χ^2
Fpodu	5,08	3,57	0,0099	0,29
Ffran II	48,11	58,62	0,0299	3,14
Ffran(-)	7,98	6,03	-0,0091	0,34
Ffrdu	53,26	58,41	-0,0037	0,74
FTm(-)	0,56	0,95	-0,012	0,20
FTmdu	1,67	6,67	4,5*	-0,01
MeTm(-)	17,88	16,98	-0,015	0,03
Fsqor	25,54	33,65	0,017	2,12
Fosci	18,3	5,15	0,153	10,1**
Fcnsu	50,32	48,39	-0,016	0,09
Fhgsi	45,16	26,6	0,131	8,73**
FPM(-)	17,77	8,62	0,057	5,19*
Fmxdu	56,06	59,82	-0,008	0,40
Fpmme	95,96	98,25	0,001	1,08
FePl	2,12	9,26	0,073	3,51
MgPl	8,85	6,67	0,014	0,29
LlnFOv	10,98	12,12	-0,015	0,098
LtvFOv	5,49	9,09	0,004	1,25
Fasac	47,24	29,59	0,114	8,01**
Fmtdu	14,65	18,97	0,0002	1,01
Fmtla	1,52	4,24	0,015	2,08
Fmtan	58,42	48,31	0,027	3,05

Окончание табл. 2

Fmtlg	40,59	39,83	-0,013	0,016
FPmb	35,15	24,58	0,039	3,9*
MMD	0,0247*			
MSD	0,00449			

Примечание: * — различия по частоте фена значимы при $p < 0,05$; ** — при $p < 0,01$; MMD — средняя фенетическая дистанция по комплексу из 25 признаков; MSD — усредненное стандартное отклонения; различия принято считать значимыми при $p < 0,05$, если $MMD > 2MSD$.

У красной полевки усредненная фенетическая дистанция между ишимской и синицинской популяционными группами, расположенными на расстоянии 16 км, соответствует уровню дифференциации между соседними популяциями, изолированными 30-40-км расстоянием поселения на сплошном участке ареала (MMD= 0,011-0,029). У обыкновенной бурозубки фенетическая дифференциация приближается к уровню, определенному А.Г. Васильевым для соседних популяций, изолированных 30-40-км ландшафтно-экологической преградой (MMD= 0,060-0,075) [3-4].

Таблица 3

Сравнение разных выборок обыкновенной бурозубки по частотам фенов неметрических признаков черепа

признак	Встречаемость, %		сравнение	
	контроль	опыт	MMD	χ^2
1. FMt	92,0	95,0	-0,0029	0,79
2. FMbII	9,0	6,0	-0,007	0,52
3. FMbIII	3,0	6,0	0,0007	1,05
4. FMbV	9,0	13,0	0,0013	1,09
5. FMbVII	1,0	99,0	7,27	528,23***
6. FMbVIII	83,0	87,0	-0,025	
7. FTman	57,0	57,0	0,068	3,41
8. FPan	55,0	39,0	0,255	9,67
9. FPro	67,0	40,0	-0,023	0,042
MMD	0,0577***			
MSD	0,0074			

Полученные результаты согласуются с литературными данными о неожиданно высоком общем уровне дифференцированности локальных поселений мелких млекопитающих в городах по сравнению с таковыми вне зон урбанизации [4]. Это показывает, что урбанизация является реальным интегральным фактором, ведущим к ускорению эпигенетической дифференциации популяций.

Выводы:

1. В районах с высокой антропогенной нагрузкой отмечено повышение вариативности фенотипической изменчивости рисунка надкрыльев клопа-солдатика и появление редких фенов, что свидетельствует скорее об адаптивности, нежели нейтральности, реагирования популяции на неблагоприятные условия среды.

2. В популяциях клопа-солдатика выявлены фены, которые могут служить специфическими маркерами (V_8 ; T_6 ; V_7 ; D_6 ; T_5) антропогенного загрязнения.

3. Популяции мелких млекопитающих на урбанизированной территории характеризуются специфической фенетической структурой.

4. Городские популяции красной полевки и обыкновенной бурозубки отличаются от природных значимой фенетической дифференциацией, превышающей уровень, соответствующий степени их пространственно-географической изоляции. Это позволяет считать урбанизацию фактором, усиливающим эпигенетическую дифференциацию популяций животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батлущая И.В. Фенетический подход к изучению изменчивости рисунка надкрылий клопа-солдатика (*Pyrrhocoris aptenis*) в Белгородской области // Фенетика природных популяций: м-лы IV Всесоюзного фенетического совещания. Борок, ноябрь 1990. М., С. 16-18.

2. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. М., 1980. 415 с.

3. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург, 2000. 132 с.

4. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мезономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.

5. Гашев С.Н. Статистический анализ для биологов (Руководство по использованию пакета программ «Statan-1996»). Тюмень, 1998. 22 с.

6. Захаров И.В. Взаимодействие антропогенных и природных факторов в развитии городского меланизма в популяции *Adalia bipunctata* Восточной Европы // Генетика. 1990. Т. 26. № 10. С. 111-124.

7. Истомин А.В. Влияние экологической дестабилизации среды на изменчивость и скоррелированность развития признаков // Вестник Псковского государственного университета. 2008. № 4. Серия «Естественные и физико-математические науки». С. 13-23.

8. Кайданов Л.З. Генетика популяций. М., 1996. С. 11-124.

9. Лавров С.Б. Глобальные проблемы современности. Ч. 1. СПб., 1993. 72 с.

10. Лакин Г.Ф. Биометрия. Учебное пособие для университетов и педагогических институтов. М., 1974. 343 с.

11. Лусис Я.Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной коровки *Adalia bipunctata* L. // Latv. Entomologs. 1961. № 4. С. 3-29.

REFERENCES

1. Batlutskaya, I.V. Phenetic Approach to the Study of the Pattern Variability of the *Pyrrhocoris aptenis* Wing Case in Belgorod region [Feneticheskij pohod k izucheniju izmenchivosti risunka nadkrylij klopa-soldatika (*Pyrrhocoris aptenis*) v Belgorodskoj oblasti]. *Fenetika prirodnyh populjacij: materialy IV Vsesojuznogo feneticheskogo soveshhanija. Borok* (Phenetics of Natural Populations: Materials of the All-Russian Phenetic Assembly. Borok). Moscow, 1990. Pp. 16-18 (in Russian).

2. Bej-Bienko, G.Ja. *Obshhaja jentomologija* [General Entomology]. Moscow, 1980. 415 p. (in Russian).

3. Vasil'ev, A.G., Vasil'eva I.A., Bol'shakov V.N. *Jevoljucionno-jekologicheskij analiz ustojchivosti populjacionnoj struktury vida (hrono-geograficheskij podhod)* [Evolutionary-Ecological Analysis of Sustainability of the Species Population Structure (Chrono-Geographical Approach)]. Ekaterinburg: Akademkniga, 2000. 132 p. (in Russian).

4. Vasil'ev, A.G. *Epigeneticheskie osnovy fenetiki: na puti k populjacionnoj meronomii* [Epigenetic Foundations of Phenetics: On the way to Population Meronomy]. Ekaterinburg: Akademkniga, 2005. 640 p. (in Russian).
5. Gashev, S.N. *Statisticheskij analiz dlja biologov (Rukovodstvo po ispol'zovaniju paketa programm «Statan-1996»)* [Epigenetic Foundations of Phenetics: On the way to Population Meronomy]. Tyumen: Tjumenskij gosudarstvennyj universitet publ., 1998. 22 p. (in Russian).
6. Zaharov, I.V. Interrelation of Anthropogenic and Natural Factors in the Development of the City Melanism in the Population of *Adalia bipunctata* in East Europe. *Genetika — Genetics*. 1990. Vol. 26. № 10. Pp. 111-124 (in Russian).
7. Istomin, A.V. Influence of the Environmental Ecological Instability on the Variability and Correlation of Properties Development. *Vestnik Pskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija: Estestvennye i fizikomatematicheskie nauki — Herald of Pskov State University. Series «Natural and Physical-Mathematical Sciences»* 2008. № 4. Pp. 13-23 (in Russian).
8. Kajdanov, L.Z. *Genetika populjacij* [Genetics of Populations]. Moscow: Vysshaja shkola, 1996. Pp. 11-124 (in Russian).
9. Lavrov, S.B. *Global'nye problemy sovremennosti. Ch. 1* [Global Problems of Modernity. Part. 1] St. Petersburg, 1993. 72 p. (in Russian).
10. Lakin, G.F. *Biometrija. Uchebnoe posobie dlja universitetov i pedagogicheskikh institutov* [Biometry. Textbook for Universities and Pedagogical Institutions]. Moscow: Vysshaja shkola, 1974. 343 p. (in Russian).
11. Lusus, Ja.Ja., On the Biological Meaning of Color Polymorphism of *Adalia bipunctata* L. *Latv. Entomologs*. 1961. № 4. Pp. 3-29 (in Russian).