

Наследуемые изменения фенотипа в динамике численности водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Северной Барабе

В. Ю. КОВАЛЕВА¹, В. М. ЕФИМОВ^{1,2}, Ю. К. ГАЛАКТИОНОВ³, Г. Г. НАЗАРОВА¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: vkova@ngs.ru

²Институт цитологии и генетики СО РАН
630090, Новосибирск, просп. Лаврентьева, 10

³ ГНУ СО Россельхозакадемии
630501, НСО, пос. Краснообск

АННОТАЦИЯ

Новый метод изучения роли генетических факторов в фенотипической изменчивости грызунов применен для циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Северной Барабе. Через корреляции “родитель – потомок” в виварной популяции выявлены компоненты максимальной аддитивной наследуемости, в пространстве которых исследована межгодовая фенотипическая изменчивость природной популяции грызунов. Показано, что коренные генетические перестройки в популяции происходят в фазу депрессии численности. Подтверждена генетическая специфика разных циклов численности. Изменение общих размеров в процессе динамики численности обусловлено эффектами гетерозиготности.

Ключевые слова: водяная полевка, краниометрия, динамика численности, многомерная наследуемость.

Несмотря на значительное количество конкурирующих гипотез, объясняющих причины колебаний численности популяций, факт качественного изменения популяций животных в процессе динамики численности считается бесспорным (обзор см. в [1]). Однако далее мнения разделяются. В некоторых случаях регистрируемая фенотипическая изменчивость популяции во времени связывается с влиянием абиотических факторов сре-

ды или колебаниями кормовых условий в определенные периоды роста животных, в других – предполагается, что в ходе многолетних колебаний численности отбираются генетически разнокачественные особи, адаптивные к различной плотности населения. Сохраняется неясность в отношении характера изменчивости различных параметров. По отношению к природным популяциям трудности оценки генетической составляющей изменчивости столь очевидны, что часто даже не входят в цели исследования.

Однако в последнюю четверть века в мировой науке сложилось новое направление

Ковалева Вера Юрьевна
Ефимов Вадим Михайлович
Галактионов Юрий Константинович
Назарова Галина Григорьевна

многомерного генетического анализа количественных признаков. В работе Р. Ланде [2] введена генетическая матрица G – многомерный аналог коэффициента корреляции между родителями и потомками, который в одномерном случае пропорционален коэффициенту наследуемости в узком смысле или аддитивной наследуемости. На поиске и использовании аддитивно-наследуемых признаков основана практика селекции. В этой же работе предложен многомерный аналог коэффициента наследуемости – матрица GP^{-1} , где P – фенотипическая матрица корреляций между признаками. Л. Леми и В. Эчли с соавторами вычислили наследуемости главных компонент генетической и фенотипической матриц корреляции краниометрических признаков лабораторных крыс [3, 4]. Наследуемость получилась порядка 0,4–0,6, как и у отдельных признаков. Однако направленный поиск компонент с максимальной аддитивной наследуемостью проведен только в 2001 г. Х. Клингенбергом и Л. Леми на промерах нижней челюсти [5]. Максимальная наследуемость оказалась равна 0,73, т. е. выше, чем наследуемость слагающих ее признаков. В развитие этих идей нами предложен метод оценки многомерной наследуемости комплексных признаков [6]. На лабораторных крысах найдена линейная комбинация краниометрических признаков с наследуемостью 0,92.

Разрабатываемый нами новый способ изучения роли генетических факторов в фенотипической изменчивости грызунов в природных популяциях заключается в следующем [6, 7]. На лабораторных грызунах промеряется тот же набор краниометрических признаков, что и на природных. В экспериментах по скрещиванию выявляются линейные комбинации признаков – компоненты – с известной генетической обусловленностью, например компонента гетерозиса или компонента максимальной аддитивной наследуемости. Поведение этих компонент изучается на природных популяциях. Таким образом можно, например, оценить вклад генетических факторов в динамику межгодовой фенотипической изменчивости. Все компоненты являются направлениями в многомерном пространстве объектов, и их можно рассматри-

вать как новые признаки. Изучение распределения выборок с разных фаз динамики численности в пространстве генетических компонент может дать дополнительную информацию относительно масштаба и характера происходящих в популяции генетических изменений, что и является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для поиска компонент аддитивной наследуемости использован виварный материал по водяной полевке лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН [8]. Общий объем материала – 130 черепов. Наследуемость в узком смысле как отдельных признаков, так и их линейных комбинаций оценивалась через корреляции между родителями и потомками (96 пар), выравненными по полу, по формуле $h^2 = 2r$ [9]. В работе использован полевой материал по водяной полевке, собранный в период с 1978 по 1988 г. в Новосибирской области – всего 721 экз. [1]. Анализировались только перезимовавшие животные.

Ранее анализ этих же данных с использованием дискриминантного и компонентного анализа центроидов годовых выборок выявил преобладающие преобразования черепа, которые могли быть специфичными для каждого цикла. При этом в годы депрессии численности полевок фенотипически отличаются от полевков как предшествующего, так и последующего цикла. Подобная изменчивость получила название внутрициклической, а изменчивость, отражающая различия циклов динамики численности, названа межциклической [1, 10]. С учетом этого мы разбили все годовые выборки на три группы в соответствии с фазами динамики численности. Первая группа: 1978–1981 гг. (подъем, пик, спад); вторая: 1982–1983 гг. (депрессия); третья: 1985–1988 гг. (подъем, пик, спад).

При анализе краниометрической изменчивости полевок использован общепринятый набор признаков черепа (см. таблицу) [1, 4, 11]. Для обработки данных применены метод главных компонент и дискриминантный анализ [12]. Вся совокупность объектов, включая виварных животных, обработана мето-

Коэффициенты корреляции краниометрических признаков с дискриминантными компонентами (D1, D2) и компонентами аддитивной наследуемости (H1, H2)

N	Промеры	D1	D2	H1	H2
1	Высота черепа в области барабанных камер	0,78	0,38	0,45	0,74
	Длина:				
2	общая черепа	0,88	0,03	0,11	0,88
3	кондилобазальная черепа	0,87	0,01	0,09	0,86
4	лицевой части	0,89	0,03	0,12	0,88
5	мозговой части	0,60	-0,02	0,04	0,60
6	Межглазничная ширина	0,23	0,54	0,51	0,28
	Длина:				
7	верхней диастемы	0,87	0,17	0,26	0,85
8	верхнего ряда коренных зубов	0,48	-0,18	-0,14	0,50
	Ширина:				
9	скуловая	0,73	0,18	0,25	0,72
10	наибольшая черепа	0,67	0,23	0,30	0,65
11	мозговой камеры	0,30	0,27	0,30	0,27
	Высота:				
12	мозговой части	0,78	0,23	0,30	0,76
13	от верхнего края затылочного от- верстия	0,64	-0,15	-0,09	0,65
14	Основная длина черепа	0,83	-0,02	0,06	0,83
15	Ширина между верхними рядами коренных зубов	0,45	0,06	0,10	0,44
16	Наибольшая высота в средней части черепа	0,70	0,41	0,48	0,66

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом выделены коэффициенты с $p < 0,05$.

дом главных компонент по всем 16 краниометрическим признакам как единая выборка. Последние семь компонент исключены из анализа из-за малости дисперсий (в сумме – 2,6 %). Далее вся выборка по оставшимся главным компонентам обработана дискриминантным анализом [13].

При обработке дискриминантным анализом возможно задание некоторых групп в качестве активных, информация о различиях между которыми используется для определения дискриминантных компонент. Переход к этим компонентам является линейным преобразованием исходного пространства признаков, которое можно применить ко всем объектам для определения их координат в дискриминантных компонентах. Мы воспользовались этой возможностью для построения дискриминантных компонент по трем выделенным группам только природ-

ных животных и определения в них координат как природных, так и виварных животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По двум полученным дискриминантным компонентам через корреляции “родитель – потомок” на виварных животных проведен поиск компонент с максимальной аддитивной наследуемостью. Аддитивная наследуемость первой оказалась равна 0,40, а второй – близка к нулю. В найденных компонентах определены координаты всех особей, включая природных. Коэффициенты корреляции компонент с исходными признаками вычислены по природным животным (см. таблицу).

Биологическая интерпретация полученных компонент очевидна. Подобные вклады уже

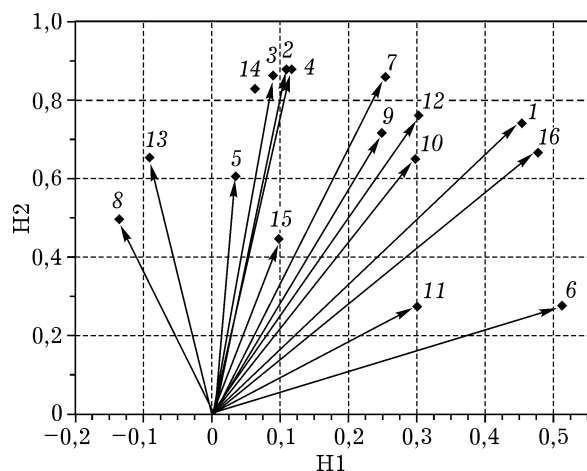


Рис. 1. Коэффициенты корреляции краниометрических признаков с компонентами аддитивной наследуемости. Признаки: 1 – высота черепа в области барабанных камер; 2 – общая длина черепа; 3 – кондилобазальная длина черепа; 4 – длина лицевой части; 5 – длина мозговой части; 6 – межглазничная ширина; 7 – длина верхней диастемы; 8 – длина верхнего ряда коренных зубов; 9 – скуловая ширина; 10 – наибольшая ширина черепа; 11 – ширина мозговой камеры; 12 – высота мозговой части; 13 – высота от верхнего края затылочного отверстия; 14 – основная длина черепа; 15 – ширина между верхними рядами коренных зубов; 16 – наибольшая высота в средней части черепа

много раз получались в наших предыдущих работах [1]. Первая компонента аддитивной наследуемости H_1 – максимальные вклады межглазничной ширины, наибольшей высоты в средней части черепа и высоты черепа в области барабанных камер – это компонента скорости роста. Вторая компонента H_2 – положительные и примерно равные вклады всех признаков, за исключением межглазничной ширины и ширины мозговой камеры – это компонента общих размеров черепа (рис. 1).

Скорость роста – комплексный признак, морфологическим маркером которого в первую очередь является межглазничная ширина. Изменчивость по этому признаку – одно из основных направлений внутривидовой изменчивости. Именно с помощью этого признака популяция приспосабливается к конкретной экологической ситуации. Так, например, изменчивостью этого признака через скоррелированную с ним скорость поло-

вого созревания полевки-экономки и водяные полевки отвечают на температурные условия весны [14, 15]. Увеличение скорости роста в популяции полевки-экономки сопровождается снижением устойчивости развития, маркируемой увеличением доли асимметричных пар морфотипов M_1 [1].

Однако вклад наследственных факторов в изменчивость межглазничной ширины тоже не вызывает сомнений. В. Эчли с соавторами [4] показали, что наследуемость промеров черепа, включая межглазничную ширину, колеблется в диапазоне 0,4–0,6. В эксперименте по скрещиванию на лабораторных крысах нами показано, что межглазничная ширина дает главный вклад в ось аддитивной наследуемости краниометрических признаков [6]. Замечено, что полевки, специализированные к условиям существования в горах, сохраняют во взрослом состоянии такой ювенильный краниометрический признак, как увеличенную относительную ширину межглазничного промежутка, по мнению авторов [16], явно системно связанную с замедленным постнатальным развитием и поздним половым созреванием. Таким образом, по одним и тем же компонентам изменчивости популяция может иметь значительную долю генотипического разнообразия и в то же время реагировать на изменения условий внешней среды [6]. Возможно, для важных адаптивных признаков так и должно быть. В этом случае популяция имеет двой-

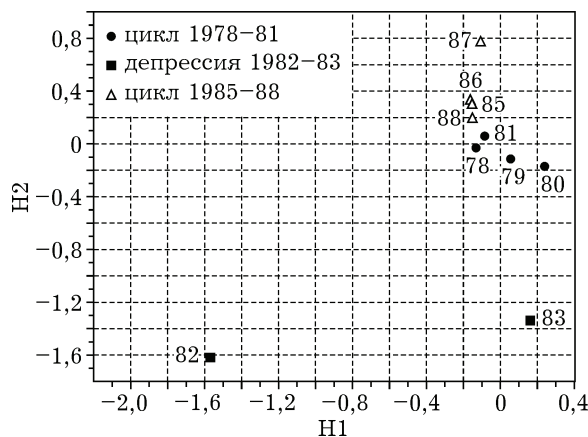


Рис. 2. Расположение центроидов годовых выборок на плоскости первых двух компонент аддитивной наследуемости

ной резерв – на уровне отдельной особи в пределах ее нормы реакции и на уровне популяции в пределах ее генотипического разнообразия.

Результаты наших исследований позволяют предположить, что в первом цикле в пространстве генетических компонент происходят плавные маятникообразные изменения генетического состава популяции (рис. 2). Резкие скачкообразные изменения характерны для фазы депрессии, что, видимо, связано со случайными генетическими перестройками, обусловленными прохождением популяции через “бутылочное горло” [17]. В этот период популяция распадается на мелкие изолированные группы, в которых происходит случайное изменение частот или случайная фиксация генов. Генетические эффекты второго цикла связаны с неаддитивными изменениями общих размеров черепа, обусловленными увеличением гетерозиготности популяции в направлении к пику численности и последующим расщеплением на спаде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработан новый способ изучения роли генетических факторов в фенотипической изменчивости грызунов в природных популяциях. На лабораторных грызунах промеряется тот же набор краниометрических признаков, что и на природных. В экспериментах по скрещиванию выявляются линейные комбинации признаков с максимальной аддитивной наследуемостью. Поведение этих компонент изучается на природных популяциях. Метод применен для циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Северной Барабе. Компонента максимальной аддитивной наследуемости ($h^2 = 0,40$) – компонента скорости роста, следующая ($h^2 \sim 0$) – общих размеров черепа. Показано, что коренные генетические перестройки в популяции происходят в фазу депрессии численности. Подтверждена генетическая специфика разных циклов численности. Изменение общих размеров в процессе динамики численности обусловлено эффектами гетерозиготности.

Работа поддержана НШ (65520.2010.4), РФФИ (08-04-00037-а), программой Президиума РАН А.П.6 “Молекулярная и клеточная биология”, Междисциплинарным интеграционным Проектом СО РАН № 119 “Постгеномная биоинформатика”, Интеграционными проектами СО РАН и УрО РАН (63, 53).

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильев А. Г., Фалеев В. И., Галактионов Ю. К. и др. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Изд. 2-е, испр., Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 232 с.
2. Lande R. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry // *Evolution*. 1979. Vol. 33. P. 402–416.
3. L. Leamy, Heritability of osteometric traits in a random bred population of mice // *J. Hered.* 1974. Vol. 65. P. 109–120.
4. Atchley W. R., Rutledge J. J., Cowley D. E. Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull // *Evolution*. 1981. Vol. 35. P. 1037–1055.
5. Klingenberg C. P., Leamy L. Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible // *Ibid.* 2001. Vol. 55(11). P. 2342–2352.
6. Efimov V. M., Kovaleva V. Y., Markel A. L. A new approach to the study of genetic variability of complex characters // *Heredity*. 2005. Vol. 94. P. 101–107.
7. Ковалева В. Ю., Ефимов В. М., Фалеев В. И. др. Роль генетических факторов в ландшафтно-географической изменчивости водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // *Экология*. 2006. № 6. С. 469–474.
8. Назарова Г. Г., Евсиков В. И. Влияние условий выкармливания на выживаемость потомков, их репродуктивные характеристики и соотношение полов у водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // *Зоол. журн.* 2000. Т. 79, № 1. С. 58–63.
9. Фогель Ф., Мотульский А. Генетика человека. В 3-х т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 312 с.
10. Виноградов Б. С., Громов И. М., Грызуны фауны СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 297 с.
11. Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.
12. Галактионов Ю. К. Меж- и внутрициклическая изменчивость непрерывных признаков черепа водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // *Докл. РАН*. 1995. Т. 340, № 2. С. 279–281.
13. Ефимов В. М., Ковалева В. Ю. Многомерный анализ биологических данных: учебное пособие. изд. 2-е испр. и доп. СПб.: ВИЗР РАСХН, 2008. 87 с.
14. Ковалева В. Ю., Фалеев В. И. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Cricetidae) в различных температурных условиях среды // *Зоол. журн.* 1994. Т. 73, № 9. С. 139–145.
15. Ковалева В. Ю., Ефимов В. М., Фалеев В. И. Краниометрическая изменчивость сеголеток водяной полевки

- ки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в связи с факторами среды // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 10. С. 1551–1559.
16. Маликов В. Г., Голенищев Ф. Н. Системная концепция формообразования и проблема вида // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 1. 2009. С. 117–140.
17. Berthier K., Charbonnel N., Galan M., Chaval Y., Cosson J.-F. Migration and recovery of the genetic diversity during the increasing density phase in cyclic vole populations // *Molecular Ecology*. 2005. Vol. 15, N 9. P. 2665–2676.

Inherited Phenotypic Changes in the Population Dynamics of Water Vole (*Arvicola terrestris* L.) in North Baraba

V. Yu. KOVALEVA¹, V. M. EFIMOV^{1, 2}, Yu. K. GALAKTIONOV³, G. G. NAZAROVA¹

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: vkova@ngs.ru*

² *Institute of Cytology and Genetics SB RAS
630090, Novosibirsk, Lavrentyev ave., 10*

³ *SB Rosselkhozakademiya
630501, Novosibirsk Region, Krasnoobsk*

The interannual variation of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) has been analyzed with respect to two linear combinations of craniometric characters with the highest additive heritability. The greatest phenotypic differences have been revealed between samples from the low phase of population density and others.

Key words: water vole, craniometry, population dynamics, multidimensional heritability.