

УДК 591.157

## Поліморфізм забарвлення тварин у місті: огляд теми

Оксана Скороход, Лідія Русіна

**Поліморфізм забарвлення тварин у місті: огляд теми.** — Скороход О., Русіна Л. — Наведено огляд даних щодо проблеми поліморфізму тварин у місті. Здійснено аналіз особливостей індустріального меланізму як різновиду перехідного поліморфізму в різних груп тварин. Проаналізовано причини встановлення поліморфної структури популяцій в урбоекосистемах. Виявлено, що до збільшення частки меланістів у містах можуть призводити різні фактори добору, різноманітні репродуктивні стратегії, а також перебудови у генетичній структурі популяцій.

**Ключові слова:** поліморфізм, індустріальний меланізм, забарвлення, відбір, популяція, тварини, місто.

**Адреса:** Кафедра зоології, Інститут природознавства, Херсонський державний університет, вул. 40 років Жовтня, 27, Херсон, 73000, Україна. E-mail: ksenia-p@yandex.ru; lirusina@yandex.ru.

**Colour polymorphism of animals in a city: a review of the theme.** — Skorohod O., Rusina L. — A review of data on the problem of colour polymorphism of animals in a city was done. An analysis of industrial melanism as a kind of transitional polymorphism in different groups of animals was carried out. Causes of establishment of pattern of population's polymorphism in urban ecosystems are analysed. It was revealed, that different factors of selective pressure, various reproductive strategies and also rebuildings in genetic structure of populations could lead to increase of melanistic forms in the city.

**Key words:** polymorphism, industrial melanism, coloration, natural selection, population, animals, city.

**Address:** Department of Zoology, Institute of Natural Sciences, Kherson State University, 40 let Oktyabrya Street 27, 73000, Ukraine. E-mail: ksenia-p@yandex.ru; lirusina@yandex.ru.

### Вступ

Збереження дикої фауни в місті передбачає дослідження структури популяцій і динаміки їх перебудови у змінених умовах існування. Фауну міст складають свійські тварини, а також види дикої фауни з високою екологічною пластичністю. Місто як урбоекосистема характеризується трансформацією природного середовища та постійною дією стресових чинників на організмовому та популяційному рівнях. На рівні особини стрес — це неспецифічна реакція на будь-який несприятливий зовнішній вплив (Сельє, 1979). Основною його функцією є підвищення загальної резистентності організму та забезпечення виживання на той період, поки не почнуть діяти повільніші, але більш надійні механізми захисту. На рівні популяції стрес може проявлятися у мікроеволюційних процесах (Яблоков, 1976).

Відомо, що “поліморфізм є адаптивною властивістю популяцій пристосовуватися до різноманітних умов зовнішнього середовища” (Новоженів, 1977). Існують різні тлумачення цього терміну. Одним з найбільш вживаних є таке: “поліморфізм — це існування двох або більше генетично відмінних форм у популяції у стані тривалої рівноваги в таких співвідношеннях, що частотою навіть найрідішої форми не можна пояснити тільки повторними мутаціями” (Яблоков, Юсуфов, 1989). На думку О. Солбриг та Д. Солбриг (1982) поліморфізм буває *перехідним* і *постійним* (збалансованим). Перехідний поліморфізм виникає при заміщенні певного алелю іншим, таким, що надає більшої пристосованості. Збалансований поліморфізм підтримують різні формами добору, зокрема стабілізуючий.

Важливо зазначити, що поліморфізм може бути біохімічним, фізіологічним, морфологічним, поведінковим тощо (Яблоков, Ларина, 1985). Поліморфізм за ознаками забарвлення є лише одним із

видів поліморфізму, що іноді генетично пов'язаний із фізіологічними та поведінковими особливостями (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Гриценко и др., 1983), завдяки чому він може маркувати перебіг генетичних процесів в популяціях (Яблоков, 1976). Метою нашої статті є проведення аналізу існуючих даних щодо проблеми поліморфізму забарвлення тварин у змінених умовах, зокрема в місті.

### Поліморфізм забарвлення в різних груп тварин

Поліморфізм, мінливість та екологічні особливості забарвлення досліджували у популяціях тварин систематично далеких груп у різних аспектах. Широко досліджено це явище на прикладі багатьох видів комах (Новоженков, 1977; Гилёв, 2002; Медведєв, 2003; Русина и др., 2004). На прикладі молюска *Cepaea hortensis* (Müll.) показано вплив антропогенних факторів на частоту поширення морф забарвлення у місті Львові (Сверлова, 2002), а на *C. nemoralis* L. — вибіркоче хижацтво з боку дроздів на певні кольори черепашок, що виділяються на фоні субстрату (Patterson, 1999). У амфібій *Rana arvalis* Nilss., *R. macrocnemis* Boul. досить детально вивчено фенотипічна стабільність та екологічна структура популяцій на території колишнього СРСР (Ищенко, 1978). На прикладі видів амфібій родини Dendrobatidae (Anura) показано, що у відносинах “хижак-жертва” важливе значення мають розміри тіла та забарвлення (Hagman, Forsman, 2003). В американських популяціях плазуна *Uta stansburiana* Baird et Girard виявлено зв'язок морф забарвлення шії з різними стратегіями продуктивності самок (Sinervo et al., 2001). У сизого голуба *Columba livia* Gm. досліджено структуру синантропних популяцій, причини встановлення поліморфізму в містах і географічна мінливість забарвлення (Обухова, Креславский, 1985; Обухова, 2001); у мухоловки строкатої *Ficedula hypoleuca* Pall. — різні репродуктивні стратегії поліморфних за забарвленням самців (Гриньков, 2000). Особливості поширення різних кольорових морф (зокрема, меланістичних форм) докладно досліджено у ссавців, зокрема, у хом'яка звичайного *Cricetus cricetus* L. (Самош, 1978) та вивірки *Sciurus vulgaris* L. (Зізда, 2005).

### Індустріальний меланізм

Класичним прикладом перехідного поліморфізму забарвлення в антропогенних умовах є відкритий в середині ХХ ст. індустріальний меланізм. Меланізм (грецьк. *melos* — чорний) — це переважання чорного або темного забарвлення у частини особин виду, для якого зазвичай характерне інше, світліше забарвлення (Захаров, 2003). Межерес (Maĵerus, 1998) визначає меланізм як “наявність у певного виду чорних або темних форм”. Лусіс (1961; цит. за: Захаров, 2003) вважає, що до меланізації популяції може призводити два чинники: морський клімат і умови існування у великих містах, зокрема, промислове забруднення атмосфери. На думку Захарова, існують й інші механізми, такі як непряме поширення забруднення та міграції (Захаров, 2003).

Першим об'єктом дослідження індустріального меланізму став метелик *Biston betularia* L. (Lepidoptera, Geometridae). У Великій Британії, починаючи з 1858 р., поряд з типовою світло-забарвленою формою (f. *typica*) почала різко зростати частка темних особин (f. *carbonaria*). Удень нічні метелики *B. betularia* залишаються на деревах, зазвичай укритих лишайниками. Оскільки основною загрозою у період спокою для них є комахоїдні птахи, то єдиним захисним механізмом виявляється криптичне забарвлення: світлі метелики менш помітні на стовбурах дерев, вкритих лишайниками, а темні — на оголених. Унаслідок різкого забруднення атмосфери в промислових районах лишайники майже повністю зникли, світлі метелики стали надзвичайно вразливими для хижаків, більшої переваги в нових умовах набули темні форми (Kettlewell, 1973).

Однак, при подальших дослідженнях учені дійшли висновку, що індустріальний меланізм *B. betularia* — надзвичайно складне і комплексне явище, в якому візуальний добір з боку хижаків відіграє другорядну роль, а збільшення частки меланістів обумовлене взаємодією генетичних процесів в популяціях і зовнішніх факторів середовища (Maĵerus, 1998). В інших працях, присвячених проблемі індустріального меланізму, показано, що в популяціях, з одного боку, йде “накопичення” меланістів як відповідь на антропогенні зміни середовища, а з іншого, існує зумовленість цих процесів комплексом ендегенних причин (Захаров, 2003; Popescu et al., 1978).

Попеску зі співавторами (Popescu et al., 1978) виявили наявність індустріального меланізму в іншого виду комах — *Mesopsocus unipunctatus* (Müll.) (Psocoptera, Peripsocidae). Так, в індустріальних районах Йоркшира поширена темна форма самок цього виду, тоді як світла є рідкісною. Проте, як зазначають автори, присутність близько 30 % меланістів у сільських місцевостях і в популяції зі Швейцарських Альп свідчить про наявність фізіологічних і поведінкових детермінант меланізму, окрім вибіркового хижацтва, як у *B. betularia* (Popescu et al., 1978).

На відміну від *B. betularia* та інших видів комах, *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) рідко стає здобиччю хижаків і веде зовсім інший спосіб життя порівняно з нічними метеликами і сіноїдами. Перевага, яку в умовах забрудненого середовища отримують темні особини цього виду, має фізіологічний характер (Захаров, 2003). Аналіз фенотипного складу популяцій *A. bipunctata* з природного (Воронезький заповідник) та антропогенного середовища (міста Уралу, Сибіру, Центральної Азії, Європи) показав, що природна популяція є поліморфною, а частка меланістів сягає 6,4 % (Захаров, 2003), що значно менше порівняно з *M. unipunctatus*.

У типовому випадку, існування меланістичних мутантів у популяції визначається як явище “псевдонейтрального поліморфізму”, при якому мутації суттєво не впливають на пристосованість, а підтримуються за рахунок буферних особливостей генофонду. У низці експериментів показано, що у *A. bipunctata* існує спадкова перевага меланістичних самок при паруванні, а статева активність є частотно-залежною, чим і підтримується баланс поліморфізму.

Окрім вище розглянутих прикладів явище індустріального меланізму досліджувалося у сизого голуба *Columba livia* Gm. (Обухова, Креславский, 1985a, 1985b; Обухова, 2001). Відомо, що дикі популяції цього виду мономорфні за забарвленням, а в синантропних на території європейської частини Росії виділено три основні морфи: сизі (blue), сизо-чеканні (blue-chequer), чорно-чеканні (black-chequer) (Обухова, Креславский, 1985a). Крім того, концентрація меланістів в угрупованнях зменшується від центра міста до периферії. За Н. Обуховою (2001), причинами виникнення поліморфних популяцій голубів є: давнє і поступове здичавіння домашніх птахів з формуванням пристосувань до життя у міському середовищі (міста Прибалтики, України, європейської Росії); швидке освоєння міського ландшафту дикими голубами з природних стацій (Узбекистан, Туркменістан); гібридизація особин дикого походження з домашніми породами і міськими птахами (Киргизія), а також освоєння нових міст та поселень вздовж залізничних магістралей (Сибір, Далекий Схід).

Сизий голуб — вид з високою екологічною пластичністю, що легко пристосовується до життя в місті та здатний проникати навіть у ті його частини, що недосяжні для інших видів. Єдиним конкурентом *C. livia* за кормовий ресурс у центральних частинах міста є горобець хатній (*Passer domesticus* L.). Поліморфізм забарвлення цього виду не виражений, проте і його спадкова основа не була зруйнована виведенням сотень порід та історією одомашнення, він розселявся разом з людиною, не втрачаючи одноманіття предкової форми (Обухова, 2001).

Для відповіді на питання про індустріальний меланізм у голуба сизого перевірено взаємозв'язок забарвлення кожної морфи з можливими фізіологічними та екологічними особливостями виду: репродуктивною спроможністю, резистентністю до захворювань, індивідуальною пристосованістю та етологічними особливостями. Адже у *Columba livia* урбанізоване середовище веде до переорієнтованості відносної пристосованості генотипів, що обумовлено змінами кормової бази, характеру місць гніздування і щільності популяцій (Обухова, Креславский, 1985). З'ясовано, що забарвлення корелює лише з поведінкою: рівень агресивності морфи blue набагато вищий порівняно з двома іншими. Це обумовлює перевагу гніздування і годівлі сірих голубів поодиноко або у невеликих зграях. В умовах міста щільнісно-залежний добір діє на перевагу меланістів.

## Висновки

Таким чином, дослідження способів відповіді популяцій на дію стресових чинників може сприяти розумінню адаптаційних можливостей виду та характеру мікроеволюційних процесів. Особливості формування індустріального меланізму дозволяють розглядати його як стресову реакцію на популяційному рівні. Збільшення частки меланістів у містах, крупних промислових та індустріальних центрах зазвичай обумовлене комплексом зовнішніх факторів, різних видів добору та механізмів

мів генетичних перебудов в самих популяціях, а фізіологічні та етологічні особливості меланістів можуть забезпечувати їм певні переваги у складних екологічних умовах.

## Література

- Гилев А. В. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьёв подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. — 2002. — Том 81, № 3. — С. 336–341.
- Гриньков В. Г. Условия стабильного поддержания фенотипической структуры популяции на примере изменчивости окраски брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.): Дис. ... канд. биол. наук. — Москва: Московский государственный университет, 2000. — 154 с.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В. Концепции вида и симпатрическое видообразование / Под ред. А. С. Северцева. — Москва: Изд-во Московского ун-та, 1983. — 192 с.
- Захаров И. А. Индустриальный меланизм и его динамика в популяциях двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. // Успехи современной биологии. — 2003. — Том 123, № 1. — С. 3–15.
- Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія: Біологія — 2005. — Вип. 17. — С. 147–154.
- Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. — Москва: Наука, 1978. — 148 с.
- Медведев В. Л. Особенности изменчивости рисунка покровов жуков-листоедов на примере видов рода *Goniocetena* Chevrolat (Coleoptera, Chrisomelidae) // Энтомологическое обозрение. — 2003. — Том 82, вып. 2. — С. 289 — 299.
- Новоженов Ю. И. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма на примере восковика обыкновенного *Trichius fasciatus* L. // Журнал общей биологии. — 1977. — Том 38, № 5. — С. 709–723.
- Обухова Н. Ю. Географическая изменчивость окраски синантропных сизых голубей // Генетика. — 2001. — Том 37, № 6. — С. 791–802.
- Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Городской меланизм у сизых голубей (*Columba livia*): сравнительная демография одной колонии // Зоологический журнал. — 1985a. — Том 64, вып. 3. — С. 400–408.
- Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Изменчивость окраски в популяциях сизых голубей (*Columba livia*): возможные механизмы поддержания полиморфизма // Зоологический журнал. — 1985b. — Том 64, вып. 11. — С. 1685–1694.
- Русина Л. Ю., Скороход О. В., Гилёв А. В. Дискретные вариации окраски осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике // Труды Русского энтомологического общества. — 2004. — Том 75, вып. 1. — С. 270–277.
- Самош В. М. Распространение меланистической формы хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus* L.) (Mammalia, Muridae) на Украине // Вестник зоологии. — 1978. — № 6. — С. 75–76.
- Селье Г. Стресс без дистресса. — Москва: Прогресс, 1979. — 123 с.
- Сверлова Н. В. Влияние антропогенных барьеров на фенотипическую структуру популяций *Caepa hortensis* (Gastropoda, Helicidae) в условиях города // Вестник зоологии. — 2002. — Том 36, № 5. — С. 61–64.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. — Москва: Мир, 1982. — 448 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. — Москва: Наука, 1973. — 277 с.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно морфологических и популяционных исследований // Журнал общей биологии. — 1976. — Том 37, № 5. — С. 649–659.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций: Учеб пособие для студентов вузов. — Москва: Высшая школа, 1985. — 159 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение (Дарвинизм). — Москва: Высшая школа, 1989. — 335 с.
- Hagman M., Forsman A. Correlated evolution of conspicuous coloration and body size in poison frogs (*Dendrobatiidae*) // Evolution. — 2003. — Vol. 57, № 12. — P. 2904–2910.
- Kettlewell H. B. The evolution of melanism. — Oxford: Clarendon Press, 1973. — 475 p.
- Majerus M. E. N. Meanism. Evolution in action. — Oxford, N. Y., Tokyo: Oxford University Press, 1998 — 338 p.
- Patterson C. Evolution. — London: The Natural History Museum, 1999. — 166 p.
- Popescu C., Broadhead E., Shorrocks B. Industrial melanism in *Mesopsocus unipunctatus* (Müll.) (Psocoptera) in northern England // Ecological Entomology. — 1978. — № 3. — P. 209–219.
- Sinervo B., Bleay C., Adamopoulo C. Social causes of correlational selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard // Evolution. — 2001. — Vol. 55, № 10. — P. 2040–2052.

Надійшло до редакції: 12 грудня 2005 р.