

УДК 599.323: 575.856

І. В. Загороднюк

**Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus* “*arvalis*” (Mammalia)**

(Представлено член-кореспондентом НАН України І. Г. Смельяновим)

*Coordinated genetic, biogeographical and morphological differentiation in evolutionary young species: analysis of the group *Microtus* “*arvalis*” (Mammalia). — I. Zagorodniuk. — Three levels of differentiation in the group of sibling-species are compared: cytogenetical, biogeographical and craniometrical ones. Analysis of this problem was carried out on the east-European populations of superspecies *Microtus* “*arvalis*”, which is represented by 3 species: *M. arvalis*, *M. levis*, and *M. obscurus*. On the base of all data, species *M. levis* demonstrates the features of the oldest species of this group with most ancestral karyotype, widest zone of sympatry with two other species of this group, and most expressed morphological differences from other species. Totally, using all features, most clear differences are in the pair *levis*–*arvalis*, that it was expected for the phylogenetically most distant species of this superspecies group (oldest and youngest species). Thus, correspondence between levels of cytogenetical, biogeographical and craniometrical differentiation of investigated species group is present.*

Сучасний період розвитку таксономічних досліджень дозволяє розрізняти і описувати велику кількість видів, що формують приховану частину реального різноманіття фауни, тобто криптичне різноманіття. Значною мірою прогрес досягається завдяки застосуванню різноманітних порівняльно-генетичних або тонких морфологічних методик оцінки гетерогенності популяцій. Одним з найбільш відомих став приклад з гризунами групи *Microtus* “*arvalis*” (колишній вид «звичайна полівка»), яким присвячено надзвичайно велику кількість публікацій. У фауні Східної Європи ця група представлена трьома сестринськими видами, виявлення яких прийшлося на початок 70-х (“*subarvalis*” = *levis*) та 90-х (*obscurus*) років ХХ ст. завдяки розвитку цитогенетичних методик діагностики і картування ареалів “видів-двійників” [7, 10]. Відтоді опубліковано величезну кількість праць щодо каріології та поширення цих видів, значно менше праць присвячено морфологічній мінливості, що визначається надзвичайно великою морфологічною подібністю цих видів.

Останні дослідження двійникових комплексів показали, що загалом морфологічні дистанції між близькими видами прямо пропорційні імовірному часу їхньої диференціації [5], з одного боку, а з іншого, — ступінь сходження (або й перекривання) ареалів близьких видів прямо пропорційний їхнім морфологічним відмінностям [4]. Ця загальна статистична закономірність до певної міри порушується групою *Microtus* “*arvalis*”, види якої представляють одну з найбільш подібних за морфологією видових груп при широкій зоні симпатрії принаймні окремих видових пар.

Метою цього дослідження став аналіз імовірних шляхів філогенезу та морфогенезу близьких видів групи *Microtus* “*arvalis*” на основі одночасного порівняння видів за трьома системами видових ознак: генетичних (хромосомні числа), біогеографічних (ареали поширення) та морфологічних (виміри черепа).

В основу покладено численні раніше опубліковані автором та колегами дані та нові дані, отримані автором в результаті аналізу каріотипів звичайних нориць з раніше не досліджених районів, а також аналіз мінливості краніометричних ознак. Для морфологічних досліджень використано черепи, видова належність яких визначена за цитогенетичними ознаками тварин, картування ареалів проведено за всією сумою оригінальних та літературних даних щодо знахідок тварин з відповідними каріотипами (проаналізовано тільки крайові знахідки). Каріотипи проаналізовано шляхом мікроскопії повітряно-сухих препаратів хромосом з клітин кісткового мозку, морфометричні ознаки досліджено із застосуванням каліпера та подальшим аналізом відмінностей на основі оцінок коефіцієнту дивергенції Майра:  $CD = (X_1 - X_2) / \sigma$  [5].

**Цитогенетика.** Довгий час групу розглядали як один неподільний вид *Microtus arvalis*, в межах якого статус окремих видів час від часу надавали окремим маргінальним формам. 1972 року за особливостями каріотипу описано новий 54-хромосомний вид, якому за 30 років тричі змінено назву (*subarvalis* = *epiroticus* = *rossiaemeridionalis* = *levis*) [7, 10 та ін.]. Останній, спершу відомий лише з кількох географічних пунктів Східної Європи, у подальшому виявився широко симпатричних з “типовою” 46-хромосомною *Microtus arvalis*. 1991 року обґрунтовано видову самостійність двох рас 46-хромосомної форми: *Microtus arvalis* s. str. (NF=84) та *Microtus obscurus* (NF=72) [3].

За порядком виявлення і визнання види формують паттерн, показаний на [рис. 1](#) ліворуч, в якому вихідною “автоматично” (тобто відповідно до традиції) визнають форму *Microtus arvalis* (s. str.). Таку точку зору дотепер приймають у більшості праць, коли не доведено зворотне, у тому числі у більшості фауністичних праць неонтологів і палеонтологів. За цитогенетичними даними, які свого часу і послугували в якості ключових ознак для опису цих видів, картина виявляється іншою: *Microtus levis* має анцестральний каріотип з  $2n=54$  [8], від якого походять 46-хромосомні форми, при тому європейська *M. arvalis* (s. str.) з NF=84 є очевидно похідною від азійсько-кавказької *M. obscurus* з NF=72 ([рис. 1](#), праворуч). Хоча на викопних матеріалах ці види розрізнити практично неможливо, цей факт необхідно враховувати у всіх палеонтологічних описах фауни. За непрямыми даними, виходячи з біогеографічних особливостей видів [3, 6, 7], диференціація пари *arvalis*–*obscurus* відбулася не раніше пізнього плейстоцену.

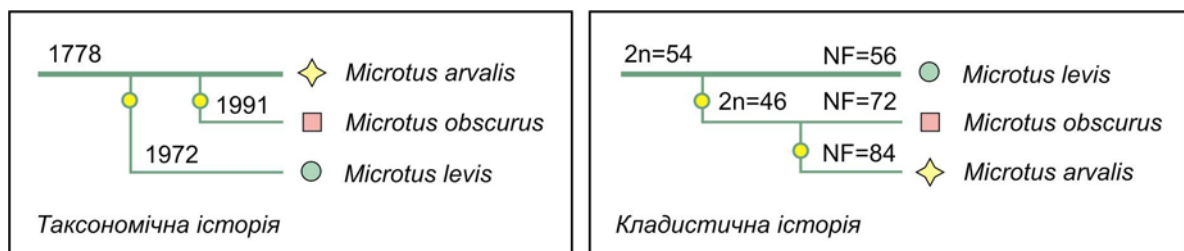


Рис. 1. Дві схеми взаємин видів групи *Microtus* “*arvalis*”: ліворуч — на основі таксономічної історії групи, в якій найдавніше визнанням є вид *M. arvalis*, який формально і визнають вихідним у групі, праворуч — реконструкція філогенезу на підставі імовірних еволюційних змін каріотипу, у якій найдавнішим є *M. levis*, а наймолодшим — *M. arvalis*.

**Біогеографія.** Полівидовий комплекс “*arvalis*” має особливу структуру просторових взаємовідношень малих видів (рис. 2). Центральне положення тут займає анцестральний за цитогенетичними показниками вид *M. levis*, з яким обидва інші види (*arvalis* та *obscurus*) формують відносно широку зону симпатрії. Ця конфігурація ареалів формується навколо нещодавно описаної автором Лінії дніпровського розлому, яка відповідає головній магістралі розвитку покривних зледенінь.

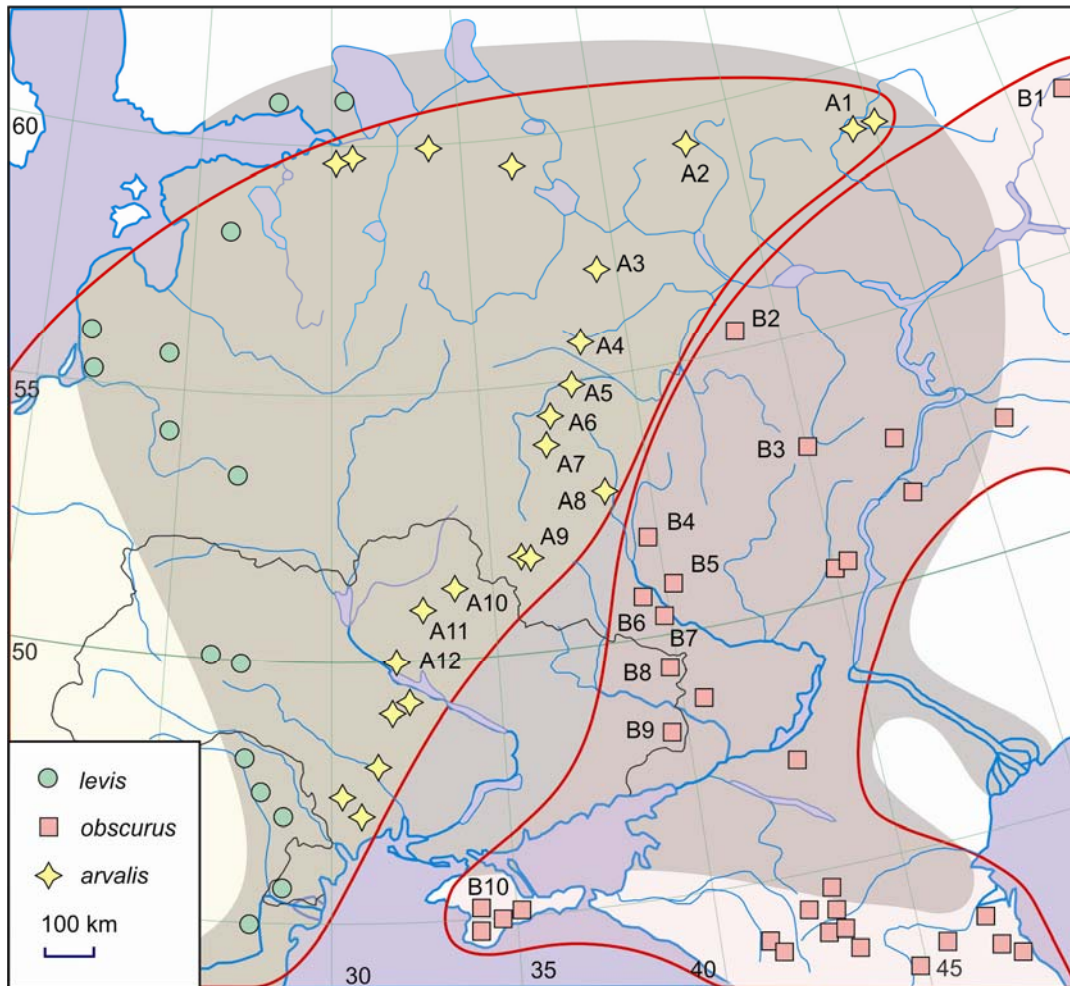


Рис. 2. Особливості географічного поширення трьох близьких видів групи *Microtus* “*arvalis*”. Зона контакту ареалів *M. obscurus* та *M. arvalis* описується такими знахідками (без наведення посилань на окремі конкретні знахідки в бібліографії):

*Microtus arvalis*: A1 — Киров, окол. та 13 км Сх. [7]; A2 — Костромська обл., Чухломський р-н, Тишкове (ibid.); A3 — Ярославська обл., Ростовський р-н, Карачаєво (ibid.); A4 — Московська обл., Ногінський р-н, Черноголовка [11]; A5 — Москва, на сх. від Люберці, Зюзіне [7]; A6 — Московська обл., Серпуховський р-н, Пушино (ibid.); A7–A8 — Тульська обл., Крапивна, Ярцево (ibid.); A9 — Липецька обл., заповідник “Галича Гора” (Быстракова, 2003); A10 — Курська обл., Центрально-чорноземний заповідник [7]; A11 — Сумська обл., Конотопський р-н, Буринь (Тесленко, Загороднюк, 1986); A12 — Чернігівська обл., Ічня (ibid.); A13 — Черкаська обл., Золотоноський р-н, Пісчане (ibid.).

*Microtus obscurus*: 1 — Пермська обл., Лисьва [7]; B2 — Горьківська обл., Арзамас (Воронцов и др., 1984); B3 — Пензенська обл., Кондольський р-н, Краснопілля (Стойко, 1987); B4 — Воронеж [1]; B5 — Воронежська обл., Бобровський р-н, Шишково [2]; B6 — там само, Лискінський р-н, хут. Дивногорье (ibid.); B7 — там само, Каменський р-н, хут. Марки (ibid.); B8 — Луганська обл., Стрілецький степ (ця робота); B9 — Луганська обл., заповідник “Провалля” (ця робота); B10 — АР Крим, Сімферополь [3].

Важливим є той факт, що широка симпатрія двійників формується лише у постгляці-альній зоні і що пара найближчих за цитогенетичними даними видів, якими є *arvalis* + *levis*, є вікарною. Зона їхнього контакту формується на Східно-Руській височині і, імовірно, продовжує збільшуватися. Принаймні, отримані останніми роками дані щодо поширення цих аловидів в зоні імовірного їх контакту (точки А8 та В4...В8 на [рис. 2](#)), звідки були відомі або очікувалися лише знахідки *M. levis*, значно скорочують просторовий розрив між ними. У кожному разі структура ареалогічних взаємовідношень є аналогічною структурі цитогенетичних взаємовідношень цих видів ([рис. 1](#)): широта зони симпатрії «малих» видів збігається з давністю їхньої еволюційної диференціації. До цього важливо додати, що види мають незначні відмінності у виборі оселищ і в місцях свого співіснування (*levis+arvalis* та *levis+obscurus*) формують мозаїчну структуру поселень [7, 11, 12]. Можна очікувати формування парапатрії пари *arvalis+obscurus* з непрогнозованим розвитком їх взаємовідношень: або взаємне виключення за принципом Гаузе або дивергенція за принципом Воронцова або зміщення ніш за автогенетичною моделлю автора [4].

**Морфологія.** Спроби знайти ознаки для морфологічної діагностики видів групи “*arvalis*” робили неодноразово [напр., 14, 15], проте виявлені відмінності мають лише характер тенденцій і підвладні високій географічній мінливості. За вагомими для діагностики групи краніометричними ознаками [9] відмінності за найінформативнішою з них (аналізовано 19 ознак), які оцінено за коефіцієнтом дивергенції Майра [5], становлять лише  $CD_{max}=2,4$  при критичному  $CD=6$  (порівняння *levis–arvalis* за довжиною різцевих отворів) ([табл. 1](#)).

Таблиця 1. Значення (в мм) і діагностична вага ( $CD$ ) найбільш відмінних вимірів черепа у видів-двійників нориць групи *Microtus* “*arvalis*” (за даними із: [5]).

Вимір черепа		Величина ознак у видів			$CD$ при порівняннях		
Код	Опис ознаки	<i>Microtus levis</i>	<i>Microtus obscurus</i>	<i>Microtus arvalis</i>	<i>levis-obscurus</i>	<i>levis-arvalis</i>	<i>obscurus-arvalis</i>
СВL	довжина черепа конділобазальна	25,03±0,86	24,95±0,88	24,53±0,80	0,09	0,60	0,50
Zyg	вильчйна ширина черепа	14,18±0,75	14,40±0,71	13,49±0,50	-0,30	1,08	1,48
Вос	потилична ширина черепа	5,59±0,16	5,58±0,24	5,30±0,18	(0,05)*	1,70	1,32
Dia	довжина верхньої діастеми	7,54±0,26	7,70±0,38	7,83±0,31	-0,49	-1,01	(-0,37)*
LFI	довжина різцевих отворів	4,43±0,20	4,73±0,28	4,94±0,23	-1,23	-2,37	-0,82
BFI	ширина різцевих отворів	1,30±0,10	1,11±0,09	1,27±0,10	2,00	(0,30)*	-1,68
$CD_5$	(за модальними значеннями)				0,82	1,35	1,16
$CV_{cd5}$	(за модальними значеннями, %)	n=34	n=42	n=28	95,4	50,9	42,1

Примітка. \* В дужки взято найменші значення, тобто такі, що не увійшли в п’ятірку найбільш відмінних ознак (показник  $CD_5$ ) для кожної пари порівнянь видів.

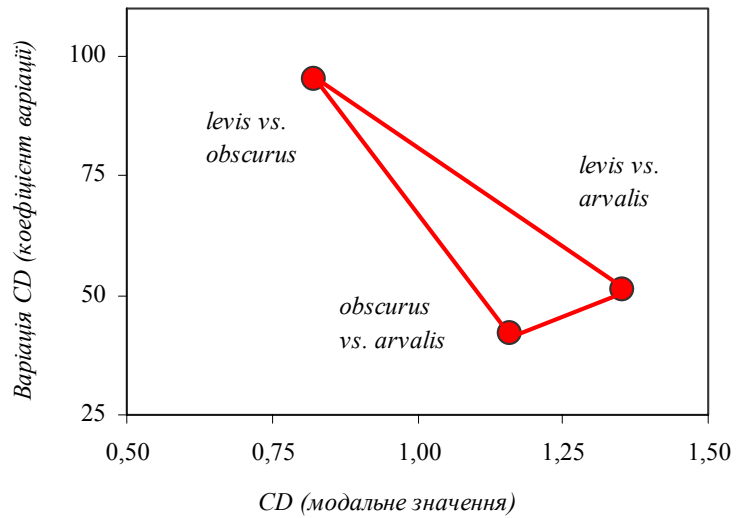
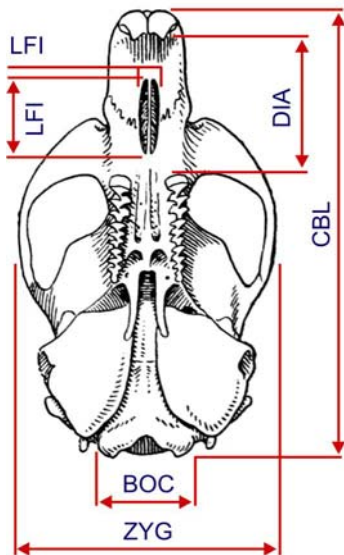


Рис. 3 (ліворуч). Найвагоміші краніометричні ознаки нориць групи “*arvalis*” та їх топографія (описи ознак в табл. 1). Ознаки обрано за критерієм  $CD_5$ , тобто п’ять ознак з найбільшими значеннями коефіцієнту дивергенції Майра ( $CD$ ) з усього набору проаналізованих ознак.

Рис. 4 (праворуч). Порівняння рівня відмінностей близьких видів нориць за середніми значеннями  $CD$  для п’яти найбільш вагомих краніометричних ознак (розрахунки за модулем) та за рівнем мінливості величин  $CD$  (коефіцієнт варіації часткових  $CD$ , тобто  $CV_{cd5}$ ).

Попарні порівняння видів дали такі результати: з 19 ознак  $CD > 1$  встановлено лише для 4-х ознак у парі *levis*–*arvalis*, 3-х — у парі *arvalis*–*obscurus*, 2-х — у парі *levis*–*obscurus* (табл. 1). Важливо зазначити, що загалом набори ознак у всіх парах порівнянь збігаються: провідну п’ятірку для всіх комбінацій формують лише 6 ознак. Із них найвагомішими виявляються виміри рострального комплексу: діастеми і різцевих отворів: DIA, LFI, BFI (рис. 3). Це за змістом (ці ознаки пов’язані з живленням), хоча не за величиною ( $CD < 3$ ), відповідає концепції Хатчинсона [13] щодо розходження ніш близьких видів. Можна бачити, що найбільш віддалені за цитогенетичною шкалою види (*levis*–*arvalis*) мають і найбільшу морфологічну відстань (рис. 4). Понад те, попри велику подібність видів, структура їх відмінностей є не випадковою і подібна до описаних вище паттернів, як цитогенетичного, так і біогеографічного.

Для цього проведено порівняння за двома показниками — власне коефіцієнтом дивергенції ( $CD_5$ , тобто середнє з 5-ти провідних ознак) та коефіцієнтом варіації цих п’яти часткових  $CD$  (див. табл. 1)<sup>1</sup>. Виявилось, що із зростанням відмінностей (тобто при зростанні  $CD_5$ ) варіабельність часткових дистанцій збільшується ( $CV_{cd5}$ ). Цей результат збігається із висновком, отриманим при порівнянні рівнів внутрішньо- та міжвидових відмінностей у інших груп близьких видів, коли було показано, що “зростання міжвидових відмінностей (середніх  $CD$  для всього набору ознак) веде до диференціації ознак за їхнім внеском у ці відмінності” [6: с. 174].

<sup>1</sup> Розрахунки проведено за модальними значеннями  $CD$ , оскільки види, що розглядаються, дуже подібні за розмірами, і за окремими ознаками кожний з них то трохи менший, то більший за суміжний вид, а також тому, що знак  $CD$  залежить від напрямку порівнянь, який визначається винятково дослідником.

**Обговорення.** Група видів, що досліджені в цій праці, являє собою типовий двійниковий комплекс, ознаками якого є широка симпатрія видів за відсутності надійних морфологічних ознак для їх діагностики. Проте, аналіз їхніх каріотипів, ареалів та морфології засвідчує наявність значимих відмінностей і високий ступінь узгодженості еволюційних змін цих трьох систем ознак. Ця узгодженість еволюційних змін трьох ключових і напевно незкорельованих систем ознак формує взаємодоповнюючий їх комплекс і дозволяє зробити певні філогенетичні та морфогенетичні реконструкції.

1). Насамперед, група “*arvalis*” до цього часу перебуває в процесі еволюційного становлення, і етапи її розвитку можна описати рядом: (*levis*) → (*levis+obscurus*) → (*levis+obscurus+arvalis*) з орієнтовною їх прив’язкою до кінцевих фаз раннього, середнього і пізнього плейстоцену. Це має бути враховано в палеонтологічних дослідженнях.

2). Східноєвропейські ареали видів групи “*arvalis*” є недавніми, і центри ареалів усіх видів лежать за межами регіону у південніших областях (Мала Азія і Балкани?). Найдавніший з них (*M. levis*) має найширше поширення в регіоні, натомість ареали похідних від нього 46-хромосомних *M. arvalis* (s. str.) та *M. obscurus* сформувалися внаслідок нещодавньої інвазії на терени Східної Європи і продовжують сходитися після розколу спільного для них правиду (“*pre-obscurus*”) Дніпровським гляціалом.

3). По-третє, мало місце спрямоване збільшення морфологічних відмінностей відповідно до змін каріотипу: (а) найбільші відмінності виявлено у парі *levis* + *arvalis*, що і варто очікувати для філогенетично найбільш віддалених в групі видів; (б) найбільш узгодженими, близькими до геометричної подібності, є морфологічні особливості пари *levis* + *obscurus*, що свідчить про недавній час їх диференціації і може бути пояснено швидкою хромосомною еволюцією цього надвидового комплексу.

І, нарешті, Східноєвропейська рівнина виявилася справжнім полігоном для подальшого розвитку групи, і відмінності видів за екологією та морфологією, наразі вкрай незначні, будуть посилюватися у міру розширення зон їхньої симпатрії.

*Моя щира подяка керівникові дослідної теми чл.-кор. НАН України І. Ємельянову (Інститут зоології НАН України) за допомогу в організації дослідження, а також проф. Л. Рековцю (ІНПМ НАН України), В. Пескову, С. Тесленко та О. Кондратенко (Інститут зоології НАН України) за допомогу в колекціонуванні та опрацюванні морфологічного матеріалу.*

1. Баскевич М. И., Окулова Н. М., Балакирев Е. А. и др. К вопросу о генетической маркировке и распространении видов-двойников обыкновенной полевки *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia, Arvicolidae) в Центральном Черноземье и Предкавказье // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны: Материалы международной научно-практической конференции. — Курск, 2005. — С. 281–284.
2. Быстракова Н. В., Ермаков О. А., Титов С. В. Хромосомный маршрут на Среднем Дону // Вестник ВОГиС. — 2005. — Том 9, № 1. — С. 67–69.
3. Загороднюк И. В. Карิโอтипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестник зоологии. — 1991. — Том 25, № 1. — С. 36–45.
4. Загороднюк И. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доповіді НАН України. — 2003. — № 11. — С. 179–187.
5. Загороднюк И. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2004. — Вип. 38. — С. 21–42.

6. Загороднюк І. В. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*) // Доповіді НАН України. — 2005. — № 9. — С. 171–180.
7. Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевков. — Москва: Наука, 1983. — 208 с.
8. Орлов В. Н., Яценко В. Н., Малыгин В. М. Гомология кариотипов и филогения видов группы обыкновенных полевков (Cricetidae, Rodentia) // Доклады АН СССР. — 1983. — Том 269, № 4. — С. 236–238.
9. Песков В. Н. Сравнительное изучение морфофункциональной конституции черепа в систематике млекопитающих // Вестник зоологии. — 1990. — № 4. — С. 58–64.
10. Соколов В. Е., Башенина Н. В. (ред.). Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. — Москва: Наука, 1994. — 432 с. — (Виды фауны России и сопредельных стран).
11. Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Полякова Л. В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* на северо-востоке Московской области // Зоологический журнал. — 1998. — Том 77, № 1. — С. 95–100.
12. Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Богомолов П. Л., Полякова Л. В. К экологии видов-двойников *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (Rodentia, Cricetidae) в Цимлянских песках // Известия Академии наук. Серия Биологическая. — 1999. — № 3. — С. 309–318.
13. Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? // American Naturalist. — 1954. — Vol. 93, № 870. — P. 372–377.
14. Kratochvil J. Ein morphologisches Unterscheidungskriterium der arten *Microtus epiroticus* und *M. arvalis* (Arvicolidae, Rodentia) // Folia zoologica. — 1982. — Vol. 31, N 2. — S. 97–111.
15. Zagorodnyuk I., Masing M., Peskov V. Sibling-species of common voles in Estonia // Eesti loodus. — Tartu, 1991. — N 11. — P. 674–678.

Інститут зоології ім. І. Шмальгаузена  
НАН України, Київ

Надійшло до редакції  
1.09.2006

**Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus* “*arvalis*” (Mammalia).** — І. Загороднюк. — Порівняно три рівні диференціації в групі видів-двійників — цитогенетичний, морфологічний та біогеографічний. У якості об'єкта дослідження обрано східноєвропейські популяції надвиду *Microtus* “*arvalis*”, який представлений трьома видами — *M. arvalis*, *M. levis* та *M. obscurus*. За всією сумою даних *M. levis* демонструє ознаки найдавнішого виду з найбільш анцестральним кариотипом, найширшою зоною симпатрії з двома іншими видами групи та має найбільші морфометричні відмінності від інших видів. Загалом за всім комплексом ознак найбільші відмінності виявлено у парі *levis-arvalis*, що і варто було очікувати для філогенетично найбільш віддалених (найдавнішого та наймолодшого) видів дослідженої надвидової групи. Має місце відповідність рівнів цитогенетичної, біогеографічної та морфологічної диференціації видів.