

І. В. Загороднюк

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

(Представлено членом-кореспондентом НАН України І. Г. Ємельяновим)

*Three levels of differentiation in a 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 the 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, the most clear differences are in the pair *levis* — *arvalis*, what was expected for the phylogenetically most distant species of this superspecies group (oldest and youngest species). Thus, the correspondence between levels of cytogenetical, biogeographical, and craniometrical differentiation of the 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 нориця"), яким присвячено надзвичайно велику кількість публікацій. У фауні Східної Європи ця група представлена трьома сестринськими видами, виявлення яких припало на початок 70-х ("*subarvalis*" = *levis*) та 90-х (*obscurus*) рр. XX ст. завдяки розвитку цитогенетичних методик діагностики і картування ареалів "видів-двійників" [1, 2]. 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 [3], 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 демонструють одну з найбільш подібних за морфологією видових груп при широкій зоні симпатрії принаймні окремих видових пар.

Метою проведеного 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

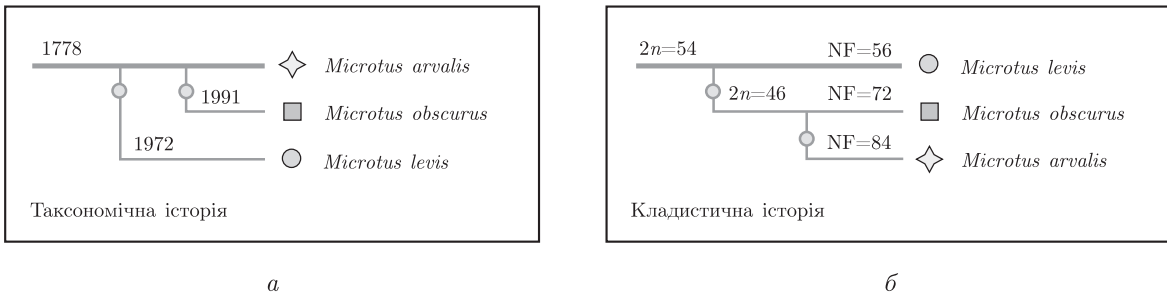


Рис. 1. Схеми взаємовідношень видів групи *Microtus* “*arvalis*”: *a* — на основі таксономічної історії групи, в якій найдавніше визнаним є вид *M. arvalis*, який формально і визнають вихідним у групі; *б* — реконструкція філогенезу на підставі імовірних еволюційних змін каріотипу, в якій найдавнішим є *M. levis*, а наймоладшим — *M. arvalis*

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 коефіцієнта дивергенції Майра: $CD = (X_1 - X_2)/\sigma$ [3].

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 р. за особливостями каріотипу описано новий 54-хромосомний вид, якому за 30 років тричі змінено назву (*subarvalis* = *epiroticus* = *rossiaemeridionalis* = *levis*) [1, 2]. Останній, спершу відомий лише з кількох географічних пунктів Східної Європи, у подальшому виявився широко симпатричним з “типовою” 46-хромосомною *Microtus arvalis*. 1991 р. обґрунтовано видову самостійність двох хромосомних рас 46-хромосомної форми: *Microtus arvalis* s. str. ($NF = 84$) та *Microtus obscurus* ($NF = 72$) [5].

За порядком виявлення і визнання види формують паттерн (рис. 1, *a*), в якому вихідною “автоматично” (тобто відповідно до традиції) визнають форму *Microtus arvalis* (s. str.). Така точка зору дотепер приймається в більшості праць, коли не доведено зворотне, у тому числі в більшості фауністичних праць неонтологів та палеонтологів. За цитогенетичними даними, які свого часу і послуговували як ключові ознаки для опису цих видів, картина виявляється іншою: *M. levis* має анцестральний каріотип з $2n = 54$ [6], від якого походять 46-хромосомні форми, причому європейська *Microtus arvalis* (s. str.) з $NF = 84$ є очевидно похідною від азіатсько-кавказької *Microtus obscurus* з $NF = 72$ (див. рис. 1, *б*). 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 [1, 5, 7], диференціація пари *arvalis* — *obscurus* відбулася не раніше пізнього плейстоцену.

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.

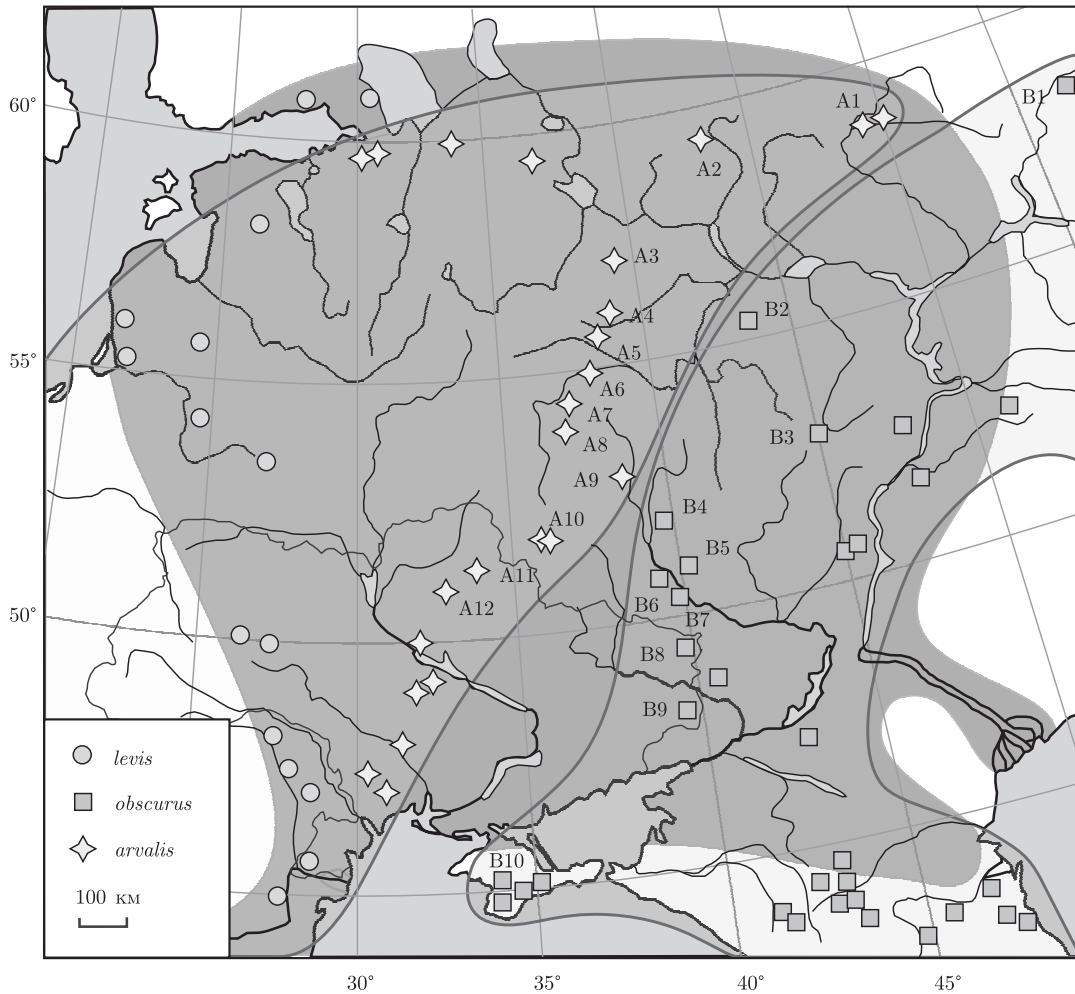


Рис. 2. Особливості географічного поширення трьох близьких видів групи *Microtus "arvalis"*. Зона контакту ареалів *M. obscurus* та *M. arvalis* описується такими знахідками (без наведення посилань на окремі конкретні знахідки в бібліографії):

Microtus arvalis: A1 – Киров, околиці та 13 км на схід [1]; A2 – Костромська обл., Чухломський р-н, Тишкове [1]; A3 – Ярославська обл., Ростовський р-н, Карачаєво, берег оз. Неро [1]; A4 – Москва, на схід від Люберців, Зюзіне [1]; A5 – Московська обл., Серпуховський р-н, Пущино [1]; A6, A7 – Тульська обл., Крапивна, Ярцево [1]; A8 – Липецька обл., заповідник "Галича Гора" (Быстракова, 2003); A9 – Курська обл., Центрально-чорноземний заповідник [1]; A10 – Сумська обл., Конотопський р-н, Буринь (Тесленко, Загороднюк, 1986); A11 – Чернігівська обл., Ічня (Тесленко, Загороднюк, 1986); A12 – Черкаська обл., Золотоноський р-н, Піщане (Тесленко, Загороднюк, 1986).

Microtus obscurus: B1 – Пермська обл., Лисьва [1]; B2 – Горьківська обл., Арзамас (Воронцов и др., 1984); B3 – Пензенська обл., Кондольський р-н, Краснопілля (Стойко, 1987); B4 – Воронеж [8]; B5 – Воронежська обл., Бобровський р-н, Шишкове [9]; B6 – там само, Лискінський р-н, хут. Дивногорье [9]; B7 – там само, Каменський р-н, хут. Марки [9]; B8 – Луганська обл., заповідник "Стрілецький степ" (ця робота); B9 – Луганська обл., заповідник "Провалля" (ця робота); B10 – АР Крим, Сімферополь [5]

Важливим є той факт, що широка симпатрія двійників формується лише у постгляціальної 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

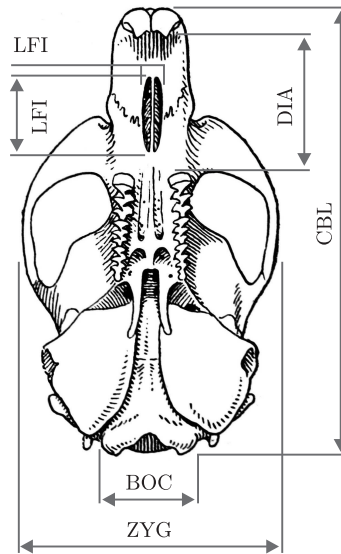


Рис. 3. Найвагоміші краніометричні ознаки норичь групи “*arvalis*” та їх топографія (описи ознак в табл. 1). Ознаки вибрано за критерієм CD5, тобто п’ять ознак з найбільшими значеннями коефіцієнта дивергенції Майра (CD) з усього набору проаналізованих ознак

аловидів у зоні імовірного їх контакту (точки A8 та B4...B8 на рис. 2), звідки були відомі або очікувалися лише знахідки *M. levis*, значно скорочують просторовий розрив між ними. Проте у кожному разі структура ареалогічних взаємовідношень є аналогічною структурі цитогенетичних взаємовідношень цих видів (див. 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*) часто формують мозаїчну структуру поселень (напр., [1, 10, 11]). Можна очікувати формування парапатрії пари (*arvalis* + *obscurus*) з непрогнозованим розвитком їх взаємовідношень: або взаємне виключення за принципом Гаузе, або дивергенція за принципом Воронова, або зміщення ніш за автогенетичною моделлю автора [4].

Морфологія. Спроби знайти ознаки для морфологічної діагностики видів групи “*arvalis*” робили неодноразово (напр., [12, 13]), проте виявлені відмінності мають лише характер тенденцій і підвладні високій географічній мінливості. За вагомими для діагностики групи краніометричними ознаками [14] відмінності за найінформативнішою з них (проаналізовано 19 ознак), які оцінено за коефіцієнтом дивергенції Майра [3], становлять лише $CD_{max} = 2,4$ при критичному $CD = 6$ (порівняння *levis* — *arvalis* за довжиною різцевих отворів) (табл. 1).

Попарні порівняння видів дали такі результати: з 19 ознак $CD > 1$ встановлено лише для чотирьох ознак у парі *levis* — *arvalis*, для трьох — у парі *arvalis* — *obscurus*, для двох — 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 шість 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 загальновідомій концепції Хатчинсона [15] щодо розходження ніш близьких видів. Можна бачити, що найбільш віддалені за цитогенетичною шкалою види (*levis* — *arvalis*) мають і найбільшу морфологічну відстань (рис. 4). Більше

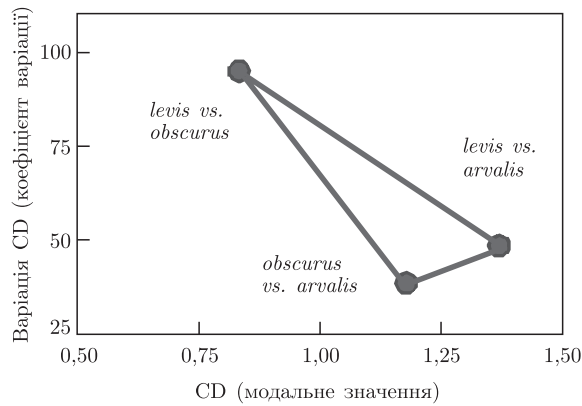


Рис. 4. Порівняння рівня відмінностей близьких видів норичь за середніми значеннями CD для п'яти найбільш вагомих краніометричних ознак (розрахунки за модулем) та за рівнем мінливості величин CD (квадратичні відхилення часткових CD, тобто SD_{cd5})

того, попри велику подібність видів, структура їх відмінностей є не випадковою і подібна до описаних вище паттернів, як цитогенетичного, так і біогеографічного.

Порівняння за двома показниками — власне коефіцієнтом дивергенції (CD5, тобто середнє з п'яти провідних ознак) та коефіцієнтом варіації цих п'яти часткових CD (див. табл. 1)¹ — виявило, що із зростанням загального рівня відмінностей (тобто при зростанні CD5) варіабельність часткових дистанцій збільшується (CV_{cd5}). Цей результат збігається із висновком, отриманим при порівнянні рівнів внутрішньо- і 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” [7, с. 174].

Обговорення. Група видів, що досліджені в цій роботі, 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 значущих відмінностей і високий ступінь узгодженості еволюційних змін цих трьох систем ознак. Ця узгодженість еволюційних змін трьох ключових і, напевно, нескорельованих систем ознак формує взаємодоповнюючий їх комплекс і дозволяє зробити певні філогенетичні та морфогенетичні реконструкції.

По-перше, 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.

По-друге, східноєвропейські ареали видів групи “*arvalis*” є недавніми, і центри ареалів усіх видів лежать за межами регіону в південніших областях (Мала Азія і Балкани?). Найдавніший з них (*M. levis*) найбільш поширений 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.

¹Розрахунки 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.

Таблиця 1. Значення (мм) і діагностична вага (CD) найбільш відмінних вимірів черепа у видів-двійників нориць групи *Microtus "arvalis"* (за даними [3])

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</i> — <i>obscurus</i>	<i>levis</i> — <i>arvalis</i>	<i>obscurus</i> — <i>arvalis</i>
CVL	Довжина черепа кондиллобазальна	25,03 ± 0,86	24,95 ± 0,88	24,53 ± 0,80	0,09	0,60	0,50
Zyg	Вилична ширина черепа	14,18 ± 0,75	14,40 ± 0,71	13,49 ± 0,50	-0,30	1,08	1,48
Woc	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
CD5	(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

* У дужках наведено найменші значення, тобто такі, що не увійшли в п'ятірку найбільш відмінних ознак (показник CD5) для кожної пари порівнянь видів.

По-третє, мало місце спрямоване збільшення морфологічних відмінностей відповідно до змін каріотипу: (а) найістотніші відмінності виявлено в парі *levis* — *arvalis*, що і варто очікувати для філогенетично найбільш віддалених у 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 комплексу.

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

Автор щиро дякує керівнику дослідної теми чл.-кор. НАН України І. Ємельянову (Інститут зоології НАН України) за допомогу в організації дослідження, а також проф. Л. Рековцю (ННІМ НАН України) та В. Пескову, С. Тесленко і О. Кондратенко (Інститут зоології НАН України) за допомогу в колекціонуванні та опрацюванні морфологічного матеріалу.

1. Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевков. — Москва: Наука, 1983. — 208 с.
2. Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 // Под ред. В. Е. Соколова, Н. В. Башениной. — Москва: Наука, 1994. — 432 с. — (Виды фауны России и сопредельных стран).
3. Загороднюк І. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2004. — Вип. 38. — С. 21–42.
4. Загороднюк І. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доп. НАН України. — 2003. — № 11. — С. 179–187.
5. Загороднюк І. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестник зоологии. — 1991. — **25**, № 1. — С. 36–45.
6. Орлов В. Н., Яценко В. Н., Малыгин В. М. Гомология каріотипов и филогения видов группы обыкновенных полевков (Cricetidae, Rodentia) // Докл. АН СССР. — 1983. — **269**, № 4. — С. 236–238.

7. Загороднюк І. В. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*) // Доп. НАН України. – 2005. – № 9. – С. 171–180.
8. Баскевич М. И., Ожюлова 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 междунар. науч.-практич. конф., посвященной 70-летию Центрально-черноземного заповедника. – Курск, 2005. – С. 281–284.
9. Быстракова Н. В., Ермаков О. А., Титов С. В. Хромосомный маршрут на Среднем Дону // Вестн. ВОГиС. – 2005. – 9, № 1. – С. 67–69.
10. Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Полякова Л. В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemerdionalis* на северо-востоке Московской области // Зоол. журн. – 1998. – 77, № 1. – С. 95–100.
11. Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Богомоллов П. Л., Полякова Л. В. К экологии видов-двойников *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *Microtus rossiaemerdionalis* Ognev, 1924 (Rodentia, Cricetidae) в Цимлянских песках // Изв. АН. Сер. биол. – 1999. – № 3. – С. 309–318.
12. Kratochvíl J. Ein morphologisches Unterscheidungskriterium der arten *Microtus epiroticus* und *M. arvalis* (Arvicolidae, Rodentia) // Folia zool. (Brno). – 1982. – 31, No 2. – S. 97–111.
13. Zagorodnyuk I., Masing M., Peskov V. Sibling-species of common voles in Estonia // Eesti loodus (Tartu). – 1991. – No 11. – P. 674–678.
14. Песков В. Н. Сравнительное изучение морфофункциональной конституции черепа в систематике млекопитающих // Вестн. зоологии. – 1990. – № 4. – С. 58–64.
15. Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? // Amer. Natur. – 1954. – 93, No 870. – P. 372–377.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України, Київ

Надійшло до редакції 30.08.2006

УДК 579.841.1:615.015.8+546.3

© 2007

О. Д. Янева, Г. Ф. Смирнова,
академік НАН України В. С. Підгорський

Індукція стійкості до іонів міді і кадмію мультирезистентних штамів роду *Pseudomonas*

Induction of the resistance to copper and cadmium ions in three multiresistant Pseudomonas strains has been studied. Pre-treatment of the strains with low concentrations of cadmium and copper resulted in the increased metal tolerance in strains A03 and C25a, i. e. a shorter mean generation time compared to the control. No cross-induction was observed for any strain. The protein synthesis de novo is essential for the copper resistance in the studied strains, while the cadmium resistance is determined by other factors.

Швидка індустріалізація в ХХ ст. призвела до підвищеного надходження в навколишнє середовище різноманітних хімічних речовин. Важкі метали належать до класу одних з найбільш небезпечних та розповсюджених в природі полутантів [1]. Відомо, що мікроорганізми здатні пристосовуватися до наявності іонів важких металів. В останні роки інтерес дослідників до взаємодії між мікроорганізмами та іонами металів значно підвищився. Більшість важких металів високотоксичні для живих організмів навіть у невисоких концентраціях.