

УДК 599.323:591.431.4

Е.А. ДУБИНИН

Дифференциация населения красной полевки *Clethrionomys* (= *Myodes*) *rutilus* северо-востока Сибири по данным анализа морфотипической изменчивости рисунка жевательной поверхности верхнего третьего коренного зуба (M^3)

В различных популяциях красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) северо-востока Сибири изучен полиморфизм строения жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба (M^3). По распределению частот морфотипов M^3 популяции красной полевки в рассматриваемом регионе составляют две группы. Первая занимает бассейн р. Колыма и северо-западное побережье Охотского моря, вторая – бассейны рек Анадырь, Парень, а также п-ов Камчатка. Подобная дифференциация населения *C. rutilus* хорошо согласуется с данными молекулярно-генетических исследований вида. Предложена схема формирования двух филетических линий красной полевки на северо-востоке Сибири в позднем плейстоцене.

Ключевые слова: северо-восток Сибири, красная полевка, морфотипическая изменчивость M^3 .

Differentiation of population of the northern red-backed vole *Clethrionomys* (= *Myodes*) *rutilus* from the North-East Siberia according to analysis of morphotypical variability of masticatory surface pattern of the third upper molar (M^3). E.A. DUBININ (Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan).

In different populations of the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) of the North-East Siberia polymorphism of the masticatory surface structure of the third upper molar (M^3) was studied. According to M^3 morphotype frequency distribution, the northern red-backed vole populations in the considered region are divided into two groups. The first one occupies the Kolyma River basin and the north-western coast of the Sea of Okhotsk, the second one – the basins of the Anadyr and Paren' Rivers and Kamchatka Peninsula. Such population differentiation of *C. rutilus* is in good agreement with data on molecular genetic studies of the species. Scheme of formation of two phyletic lines of the northern red-backed vole in North-East Siberia in late Pleistocene is suggested.

Key words: North-East Siberia, northern red-backed vole, M^3 morphotypical variability.

Введение

Красную полевку (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779), населяющую северо-восток Сибири к востоку от р. Лена и п-ов Камчатка, выделяют в подвид *C. r. jochelsoni* Allen, 1903 [23]. Южная граница подвидового ареала проходит по северным районам Хабаровского края и Амурской области [12]. На этой обширной территории зверьки проявляют слабую изменчивость размеров тела и черепа, а также окраски меха. Лишь на обширном серийном материале удастся отличить полевков верхоянской, индигирской и колымской популяций, характеризующихся несколько более яркой, насыщенной ржаво-красными

ДУБИНИН Евгений Александрович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан). E-mail: edu@ibpn.ru

тонами окраской спины, от зверьков, обитающих к востоку от Колымы, окрашенных сверху в более тусклые, коричневые тона с небольшой примесью красного и охристого тонов [23].

Электрофоретический анализ популяций *C. rutilus* из различных районов Приохотья (от Камчатки и Магаданской области на севере до Сахалина и Хоккайдо на юге) выявил относительно слабую внутривидовую изменчивость [21]. Двенадцать из двадцати пяти интерпретируемых локусов оказались мономорфны и идентичны, а большинство полиморфных локусов слабо изменчивы. Вместе с тем по гемоглобинам крови популяции красной полевки довольно отчетливо дифференцировались на две группы: северную и южную. Северные популяции (Камчатка и Магаданская область) мономорфны по *Hb-a*, а южные, населяющие острова Сахалин, Хоккайдо и побережье Амурского лимана – по *Hb-b*. Электрофоретические данные подтверждают принадлежность красной полевки северо-востока Сибири и Камчатки к подвиду *C. r. jochelsoni*.

Иной характер внутривидовой изменчивости *C. rutilus* в рассматриваемом регионе обнаруживается при анализе молекулярно-генетических данных. Филогеографические исследования красной полевки [19, 27, 30, 33] показали, что на северо-востоке Азии население вида представлено двумя филетическими линиями. Одна из них, так называемая берингийская, распространена на п-ове Камчатка и о-ве Матюкиль, расположенном на севере Охотского моря у побережья п-ова Пьягина. Помимо отмеченных территорий полевки берингийской линии занимают о-в Сахалин и Аляску. Вторая линия – восточносибирская, эти полевки населяют всю материковую часть рассматриваемого региона и прилегающие к ней острова Охотского моря, за исключением вышеупомянутого о-ва Матюкиль.

Таким образом, сегодня внутривидовая структура *C. rutilus* на северо-востоке Азии остается противоречивой. Также нет полной картины в отношении области распространения на рассматриваемой территории полевки берингийской и восточносибирской филетических линий, что обусловлено незначительным количеством изученного материала с территории Чукотки. С целью прояснения данных вопросов мы попытались выявить внутривидовую структуру *C. rutilus* на северо-востоке Сибири с помощью фенетического подхода, широко используемого для установления пространственно-генетической структуры популяций [26].

Морфологической основой исследования географической изменчивости *C. rutilus* выбран третий коренной зуб верхней челюсти (M^3). Строение рисунка жевательной поверхности этого моляра у полевок рода *Clethrionomys* видоспецифично [3, 7], но при этом проявляет значительную изменчивость во времени и пространстве [10, 16]. Одним из направлений эволюционных преобразований коренных зубов полевок (*Arvicolinae*), в том числе и M^3 , является усложнение рисунка жевательной поверхности за счет образования дополнительных эмалевых складок и призм [8, 14, 29, 32].

У рецентных видов рыжих лесных полевок, в частности *C. glareolus*, выявлена связь между степенью сложности M^3 и историей существования вида в плейстоцене и голоцене [17]. По данным упомянутых авторов, наиболее архаичные черты структуры жевательной поверхности M^3 сохранили группы популяций, населяющие районы, которые служили рефугиумами в эпохи оледенений, а популяции, сформировавшиеся в ходе постледниковой экспансии, характеризуются более сложными морфотипами жевательной поверхности моляров. При этом наиболее эволюционно молодые группы популяций отличаются наибольшей сложностью строения жевательной поверхности M^3 .

Можно ожидать, что и у *C. rutilus* северо-востока Сибири, где в позднем плейстоцене неоднократно происходила смена лесных ландшафтов на безлесные, обусловленная чередованием периодов похолоданий и потеплений климата, удастся выявить сходную картину морфотипической изменчивости M^3 .

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили черепа красной полевки (около 2000 экз.), хранящиеся в зоологической коллекции ИБПС ДВО РАН, и литературные сведения [2]. Объем конкретных выборок приведен в таблице. В связи с существующей внутрииндивидуальной изменчивостью билатеральных структур [11] описание морфотипов проводили по молярам левой челюсти. Перезимовавших особей и сеголетов с не полностью раскрытой жевательной поверхностью моляров в выборки не включали. Возраст зверьков определяли по степени развития корней на M_1 [20]. Морфотипы жевательной поверхности M^3 выделяли по количеству выступающих углов на наружной и внутренней сторонах моляра [1] с учетом дополнительного входящего угла на талонусе [15]. Отдельные варианты обозначали через дробь, в числителе которой записывалось количество выступающих углов с наружной, в знаменателе – с внутренней стороны зуба. Дополнительный угол отмечали знаком «+».

Результаты и обсуждение

При предварительном анализе выборок *C. rutilus*, полученных из различных районов материковой части северо-востока Сибири, в том числе Чукотки (рис. 1), выделено 20 морфотипов рисунка жевательной поверхности M^3 . Основными являются два варианта: 4+/4 (встречен у 34 % особей) и усложненный дополнительным входящим углом на внутренней поверхности талонуса 4+/4+ (43 %) [9].

Чтобы получить представление о крупных сходных по фенетическим признакам группировках *C. rutilus* на территории северо-востока Сибири, мы прибегли к упрощенной схеме систематизации материала (см. таблицу, рис. 1). Все морфотипы, кроме основных, объединили в две группы. В группу простых морфотипов включили варианты, имеющие 3 или 4 выступающих угла, но в последнем случае без дополнительных входящих на талонусе, в группу сложных – варианты с 5 выступающими углами и более. Данные о частотном составе морфотипов M^3 полевок Камчатки взяты из работы [2].

Полевки п-ова Камчатка, представляющие берингийскую линию, характеризуются высокой долей простых морфотипов (40 %) и варианта 4+/4 (60 %). К ним по частотам

Частоты морфотипов жевательной поверхности M^3 в некоторых популяциях красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) северо-востока Сибири

Выборки	Морфотипы			
	Простые	4+/4	4+/4+	Сложные
1. Мотыклейка (n = 77)	0,169	0,091	0,546	0,195
2. Магадан (n = 273)	0,132	0,238	0,454	0,176
3. Яма (n = 166)	0,096	0,319	0,530	0,054
4. Кулу (n = 52)	0,038	0,308	0,577	0,077
5. Таскан (n = 348)	0,080	0,213	0,549	0,158
6. Бургала (n = 246)	0,077	0,179	0,581	0,163
7. Балыгычан (n = 175)	0,069	0,211	0,617	0,103
8. Биркачан (n = 32)	0,125	0,188	0,562	0,125
9. Омолон (n = 431)	0,093	0,408	0,394	0,104
10. Чаун (n = 83)	0,120	0,253	0,506	0,120
11. Балаганчик (n = 26)	0,115	0,423	0,308	0,154
12. Канчалан (n = 35)	0,143	0,429	0,314	0,114
13. Парень (n = 33)	0,242	0,364	0,242	0,152
14. Марково (n = 72)	0,278	0,542	0,139	0,042
15. Камчатка (n = 50)	0,400	0,600	0,0	0,0

Примечание. В скобках указан объем выборки.



Рис. 1. Карта-схема мест сбора материала и соотношение частот морфотипов жевательной поверхности M^3 в популяциях красной полевки северо-востока Сибири: а – простые варианты, б – 4+/4, в – 4+/4+, г – сложные варианты. Номера выборок соответствуют таковым в таблице и на рис. 2

этих морфотипов близки *C. rutilus*, населяющие бассейн среднего течения р. Анадырь (28 % и 54 %) и нижнего течения р. Парень (24 % и 36 %), т.е. территории, примыкающие к п-ову Камчатка. Доминирует по частоте морфотип 4+/4 (43 %), при относительно высокой доле простых морф (14 %), и в долине р. Канчалан. Примерно равное соотношение простых и сложных вариантов, а также морф 4+/4 и 4+/4+ наблюдается в верховьях р. Анадырь и среднем течении р. Омолон. У полевок восточносибирской филогруппы, занимающей бассейн р. Колыма и северное Приохотье, напротив, доминирующим является вариант 4+/4+ (45–62 %), а доля сложных морфотипов составляет 7–19 %.

Сопоставление выборок по частотам морфотипов, проведенное с помощью кластерного анализа, независимо от метода связывания данных выявило три группы (рис. 2) и позволило детализировать распространение полевок обеих филетических линий по территории СВА.

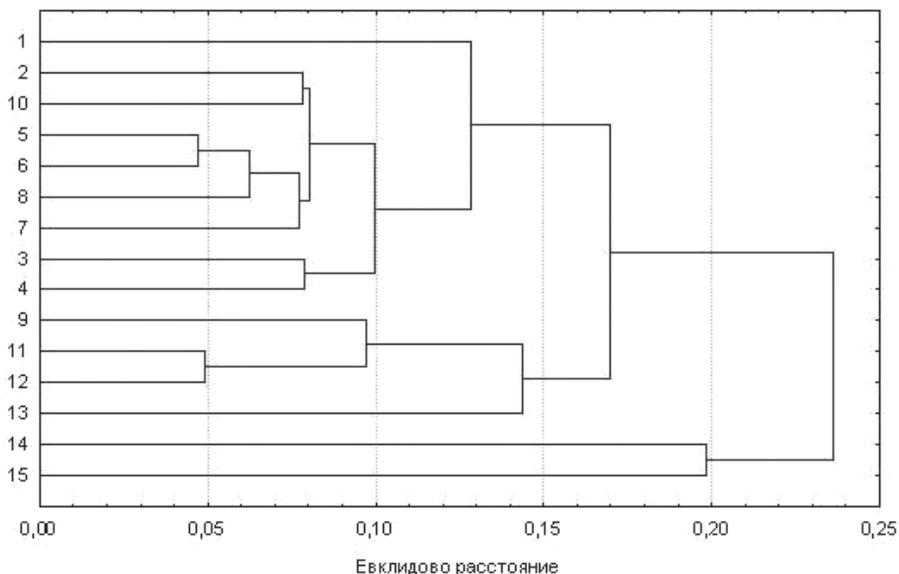


Рис. 2. Дендрограмма сходства выборок красной полевки северо-востока Азии, построенная методом UPGMA кластерного анализа по частотам морфотипов жевательной поверхности М³

Полевки восточносибирской линии (выборки 1–8, 10) занимают бассейн Колымы, северо-западное Приохотье и Чаунскую низменность. *C. rutilus* берингийской линии (выборки 14, 15) населяет п-ов Камчатка, правобережье р. Анадырь и, очевидно, Корьякское нагорье. Между этими районами, вероятно, расположена зона симпатрии, охватывающая восточную часть Колымского нагорья и Анадырское плоскогорье. Здесь возможно обитание полевок обеих филогенетических линий. Но не менее вероятно, что зверьки выборок 11–13 относятся к берингийской филогруппе, а усложнение строения жевательной поверхности моляров у них произошло в ходе постледникового расселения.

Современный характер распределения по территории СВА полевок обеих филогрупп, несомненно, связан с историей их обитания в позднем плейстоцене и голоцене. Единого взгляда на эти события в настоящее время не существует. Используя данные о внутривидовой генетической изменчивости, главным образом мтДНК, исследователи высказывают нередко противоположные мнения в отношении районов происхождения и направления расселения из них полевок обеих филогрупп. Так, Н.И. Абрамсон и С.Ю. Бодров [27] считают, что берингийская линия красной полевки сформировалась в конце плейстоцена на территории Аляски, откуда затем расселилась на Камчатку и Сахалин. Полевки восточносибирской линии, по предположению упомянутых авторов, пережив оледенение в рефугиуме, расположенном в районе Забайкалья, в ходе последующей экспансии заняли почти всю материковую часть СВА.

Но большинство исследователей полагают, что красная полевка берингийской филогруппы проникла из Азии в Северную Америку в конце последней ледниковой эпохи плейстоцена [19, 30, 33]. Пути расселения могли быть острова Курильской гряды [33] или побережье Охотского моря [19]. Последнее кажется более вероятным, так как даже при максимально низком уровне стояния моря в позднем висконсине между островами Курильской гряды существовали глубокие проливы [5].

Современное распространение полевок берингийской филогруппы на северо-востоке Азии в значительной степени приурочено к известным на территории западной Берингии рефугиумам лесной растительности, существовавшим в эпоху последнего ледникового максимума на Камчатке [18] и в низовьях р. Яма [24]. Аналогичный рефугиум сохранился и в восточной Берингии в бассейне Юкона [25]. Это позволяет предположить,

что проникновение *C. rutilus* в Северную Америку должно было произойти не в конце последнего ледникового, а до его наступления.

Красная полевка – характерный обитатель таежных лесных ландшафтов, поэтому прохождение вида через Берингийский мост суши могло произойти при условии существования на нем древесной или хорошо развитой кустарниковой растительности. Этим условиям вполне соответствует Каргинский межстадиал, в период которого уровень моря был по крайней мере на 50 м ниже современного [22]. В связи с низким уровнем моря между Азией и Америкой сохранялся «мост» суши, на юге которого, по данным спорово-пыльцевого анализа, в это время была развита высококустарниковая тундра с вкраплениями березовых лесов [28]. А в эпоху последовавшего затем сартанского (поздневисконского) ледникового произошло вытеснение полевок берингийской филогруппы в рефугиумы и формирование их мозаичного ареала.

Экспансия лесной растительности в конце плейстоцена – голоцене в континентальных районах северо-востока Сибири сопровождалась расселением полевок восточносибирской линии, переживших эпоху похолоданий в материковых рефугиумах. Один из таковых мог располагаться в долине р. Алдан [4]. Быстрому восстановлению лесных ландшафтов и, следовательно, распространению полевок восточносибирской линии в постплейстоценовый период в рассматриваемом регионе могли способствовать очаги древесно-кустарниковой растительности, сохранявшиеся в бассейне Колымы и северного Приохотья даже во время последнего ледникового максимума [13]. В то же время широкому распространению здесь полевок берингийской филогруппы препятствовал островной и полуостровной характер занимаемого ими ареала.

Заключение

Внутривидовая дифференциация населения красной полевки на северо-востоке Сибири, полученная на основе анализа морфотипической изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 , хорошо согласуется с таковой, выявленной по данным полиморфизма нуклеотидного строения гена цитохрома *b* мтДНК. Все популяции *C. rutilus* в рассматриваемом регионе принадлежат двум филетическим линиям: берингийской и восточносибирской. Примерная граница между ними в настоящее время проходит от Чаунской губы Восточно-Сибирского моря до Гижигинской губы Охотского моря через бассейн р. Омолон.

Интересно отметить, что популяции полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus*) на территории северо-востока Сибири также представлены двумя филетическими линиями: центральноазиатской и берингийской [31]. Область их распространения по территории региона в значительной мере сходна с ареалами соответственно восточносибирской и берингийской филогрупп красной полевки. Это может указывать на общие исторические причины, повлиявшие на формирование внутривидовой структуры данных видов.

По нашим представлениям, *C. rutilus* осваивала территорию северо-востока Сибири в позднем плейстоцене как минимум дважды. Более ранняя волна экспансии, осуществляемая полевками берингийской филогруппы, привела не только к распространению вида по территории северо-востока Азии, включая Камчатку и прибрежную полосу Охотского моря, но и к проникновению его на Аляску. Последующее похолодание и развитие безлесных ландшафтов [6] повлекло за собой вытеснение полевок данной филогруппы в рефугиумы и формирование их мозаичного ареала. Восстановление лесной растительности в постледниковый период сопровождалось широкой экспансией в регион полевок восточносибирской филогруппы. Встречная волна расселения полевок берингийской линии шла с территории Камчатки. Вероятная зона симпатрии обеих филогрупп охватывает северо-восточную часть Колымского нагорья и Анадырское плоскогорье.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. С. 104–118.
2. Большаков В.Н., Васильев А.Г. Эпигенетический полиморфизм популяции рыжей и красной полевок с разной степенью пространственной изоляции // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во гос. ун-та, 1978. Т. 5 (7). С. 110–116.
3. Бородин А.В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 100 с.
4. Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука, 1977. 171 с.
5. Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231, № 10. С. 1822–1828.
6. Гитерман Р.Е. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука, 1985. 95 с.
7. Громов И.М. Надвидовые систематические категории в подсемействе полевок (*Microtinae*) и их вероятные родственные связи // Сб. трудов Зоологического музея МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1972. Т. 13. С. 8–33.
8. Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (*Microtinae*). Л.: Наука, 1977. Т. 3, вып. 8. 504 с.
9. Дубинин Е.А. Темпоральная изменчивость строения жевательной поверхности М³ красной полевки Северо-Востока Сибири // Вестн. СВГУ. 2016. Вып. 25. С. 38–46.
10. Еремина И.В. Вариации строения моляров (рецентных и ископаемых форм) // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 87–97.
11. Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
12. Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 209 с.
13. Ложкин А.В. Природная среда вокруг палеолитического человека в бассейне Верхней Колымы // Вестн. ДВО РАН. 2006. № 2. С. 24–31.
14. Малеева А.Г. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: АН СССР, 1976. Т. 60. С. 48–57.
15. Маркова Е.А. Оценка сложности щечных зубов полевок (*Arvicolinae*, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 8. С. 968–980.
16. Огнев С.И. Звери СССР и прилегающих стран. Т. 7. Грызуны. М.; Л.: АН СССР, 1950. 706 с.
17. Окулова Н.М., Андреева Т.А. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) по данным изменчивости жевательной поверхности зуба М³ // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 8. С. 991–1003.
18. Олюнин В.Н. Плейстоценовые оледенения и размещение убежищ хвойных лесов на Камчатке // Изв. АН СССР. Серия геогр. 1969. № 5. С. 93–95.
19. Переверзева В.В., Примак А.А., Дубинин Е.А. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья и Колымского региона // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 3. С. 444–451.
20. Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1970. Вып. 9. С. 160–167.
21. Фрисман Л.В., Картавцева И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Сузуки Х., Иваса М., Накага К., Чернявский Ф.Б. Геногеографическая изменчивость и генетическая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Приохотья // Генетика. 2002. Т. 38, № 5. С. 655–664.
22. Хопкинс Д.М. История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет // Берингия в Кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 9–32.
23. Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.
24. Шило Н.А., Ложкин А.В., Андерсон П.М., Браун Т.А., Пахомов А.Ю., Соломаткина Т.Б. Ледниковый рефугиум *Pinus pumila* (Pall.) Regel на Северо-Востоке Сибири // Докл. Академии наук. 2007. Т. 412, № 3. С. 401–403.
25. Юрцев Б.А. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 101–120.
26. Яблоков А.В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.
27. Abramson N.I., Bodrov S.Yu. Genetic differentiation and phylogeography of *Clethrionomys rutilus* Pallas 1811 inferred from variation of mitochondrial cytochrome *b* gene // 11-th Intern. Conf. "Rodens et Spatium" on Rodent biology (Myshkin, Russia, July 24–28). Moscow: VTO RAS, 2008. P. 64.
28. Anderson P.M., Lozhkin A.V. The Stage 3 interstadial complex (Karginskii/middle Wisconsinan interval) of Beringia: variations in paleoenvironments and implications for paleoclimatic interpretations // Quaternary Sci. Rev. 2001. Vol. 20. P. 93–125.
29. Chaline J., Graf J.-D. Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): biochemical and paleontological evidence // J. Mammol. 1988. Vol. 69, N 1. P. 22–33.

30. Cook J.A., Runck A.M., Conroy C.J. Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2004. Vol. 30. P. 767–777.
31. Galbreath K.E., Cook J.A. Genetic consequences of Pleistocene glaciations for the tundra vole (*Microtus oeconomus*) in Beringia // *Mol. Ecol. Resurces.* 2004. Vol. 13. P. 135–148.
32. Guthrie R.D. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity // *Saugetierkunde.* 1971. Vol. 36. P. 37–54.
33. Iwasa M.A., Kartavtseva I.V., Dobrotvorsky A.K., Panov V.V., Suzuki H. Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences // *Mammol. Biol.* 2002. Vol. 67. P. 157–166.