

АБЕРРАНТНАЯ ОКРАСКА «ЧЕРНЫЙ ОГУЗОК» У КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUTILUS*) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ НОВОСИБИРСКОГО АКАДЕМГОРОДКА

М.А. Потапов¹, П.М. Бородин², Т.И. Аксенович², В.В. Панов¹, О.Ф. Потапова¹,
Л.А. Прасолова², В.И. Евсиков¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: map@ngs.ru;

² Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия

В ходе многолетнего мониторинга популяций мелких млекопитающих в окрестностях новосибирского Академгородка в 1996 г. впервые были отмечены особи красной полевки (*Myodes rutilus*) с необычной черной окраской огузка. Встречаемость аберрантной формы вскоре выросла, достигая в отдельные годы 10–15 % от численности популяции, и коррелировала с динамикой численности популяции. Анализ морфологической структуры волос с разных топографических участков спины полевок стандартной и аберрантной форм показал, что с признаком «черный огузок» сопряжена также более интенсивная окраска чепрака. Комплексный сегрегационный анализ наследования признака «черный огузок» в условиях лабораторного разведения выявил моногенный аутосомный рецессивный контроль данного признака.

Ключевые слова: красная полевка (*Myodes rutilus*), окраска шерстного покрова, окрасочный полиморфизм, морфология волос, моногенное наследование.

Введение

В лесопарковой зоне Новосибирского научного центра (ННЦ), расположенного в южных пределах города, исследования мелких млекопитающих проводились с 1960-х гг. (Юдин, 1969; Телегин, 1971–1973). Свидетельств отклонения от стандартной окраски у красной полевки (*Myodes rutilus*) из данной местности в литературе не содержится.

С начала 1990-х гг. сотрудниками ИСиЭЖ СО РАН на базе полевой биостанции института, расположенной вблизи ННЦ, проводятся планомерные мониторинговые работы, предполагающие слежение за популяционными процессами у мелких млекопитающих (Мошкин и др., 1995; Панов, 2011). За время наблюдений у разных видов грызунов отмечены единичные случаи таких окрасочных aberrаций, как светло-кремовая окраска шерсти в сочетании с красными

глазами и белая пегость (наличие депигментированных участков на теле: белые «звездочки», «носочки», «галстуки», «кисточки» и т. п.).

В 1996 г. в районе биостанции впервые зарегистрированы две особи красной полевки с темной, практически черной окраской огузка. Зона черной окраски, переходящей от хвоста на спину, достигала 1/3 длины туловища (рис. 1). В дальнейшем в районе исследований доля особей с аберрантной окраской существенно возросла.

Целью нашей работы стало: наблюдение за изменением доли особей красной полевки с признаком «черный огузок» в изучаемой популяции; сравнительный анализ морфологической структуры волос стандартной и аберрантной форм; выяснение модели наследования аберрантного признака по данным расщепления в потомстве при разведении животных в контролируемых условиях.



Рис. 1. Типичные представители красной полевки из окрестностей новосибирского Академгородка со стандартной и aberrантной («черный огузок») окраской шерсти.

Материал и методы

Регистрация поимок в природе. Красных полевок (*M. rutilus*) отлавливали в ходе многолетнего мониторинга мелких млекопитающих в окрестностях ННЦ (в районе расположения биостанции) стандартными методами отлова с изъятием (White *et al.*, 1982). Отловы проводили с помощью расположенных в типичных биотопах обитания красной полевки ловчих канавок, длиной 50 м каждая, с цилиндрами, вкопанными на регулярном расстоянии (10 м) друг от друга, а также линий живоловок (по 20 ловушек, расставленных с интервалом в 10 м). Для целей данного исследования относительную численность (число зверьков на 100 ловушко-суток) определяли по данным отлова в живоловки. Среди всех отловленных разными методами красных полевок регистрировали

долю особей с признаком «черный огузок». За период 1991–2010 гг. зарегистрирована окраска шерстного покрова около 5,5 тыс. зверьков (от 143 до 429 особей в год).

Морфология волос. Для морфологического анализа волос у типичных представителей стандартно окрашенной и aberrантной форм взяты образцы с двух топографически различных участков дорсальной стороны тела («мантии») – с загривка (межлопаточной области), где отличия в окраске шерсти выражены в наименьшей степени, и с огузка (район над крестцом), где отличия очевидны (рис. 1). Образцы волос для удаления из них воздуха обрабатывали 3%-м раствором трипсина при температуре 37°C в течение 5 ч, промывали в дистиллированной воде, проводили через этиловый спирт и ксилол, заключали в канадский бальзам или глицерин. Гистологические препараты фотографировали на световом микроскопе Olympus при окуляре × 15 и объективе × 40. Диаметр волос измеряли с помощью окуляр-микрометра на микроскопе Karl Zeiss, а длину – миллиметровой линейкой на лупе МБС-10. Поскольку визуально воспринимаемая окраска шерстного покрова животных определяется в основном цветом волос верхнего яруса (наиболее длинных), а именно – направляющих и остевых, особенно их верхних частей, то морфоструктуру именно этих фракций волос исследовали более подробно.

Наследование aberrантного признака «черный огузок». На части животных, доставленных в лабораторию, и их потомках, полученных в контролируемых условиях разведения, проведена серия скрещиваний в различных сочетаниях окрасочных форм производителей. Животных содержали репродуктивными парами в стандартных условиях (постоянный фотопериод 14 С : 10 Т, температура воздуха 21 ± 2°C) в сетчатых клетках с пластиковыми поддонами с предоставлением подстилочного (опилки) и гнездового (вата) материала и неограниченного количества воды (в автопоилках) и комбинированного корма (Петрухин И.В., Петрухин Н.И., 1992). Дополнительно в соответствии с природным рационом (Юдин и др., 1979; Громов, Ербаева, 1995) давали прикорм в виде различных ягод, съедобных грибов, еловых шишек и т. д. У родителей и потомков с возраста 21 день (отсадка) регистрировали окраску: стандартную

или аберрантную («черный огузок»). Наследование стандартной и аберрантной окрасок проанализировано в 17 родословных (от 4 до 279 особей).

Для выяснения модели наследования использовали комплексный сегрегационный анализ, позволяющий работать с аутбредными родословными произвольной структуры (Elston, Stewart, 1971; Elston, 1981). Предполагали, что наследование признака обусловлено как генетическими, так и средовыми факторами, причем один аутосомный локус с аллелями A и B оказывает наибольший эффект. Модель наследования признака описывали в терминах частоты аллеля A (q_A) и пенетрантностей трех генотипов (w_{AA} , w_{AB} , w_{BB}), отражающих вероятности появления аберрантной окраски у особей с различными генотипами. Для проверки наличия гена главного эффекта использовали критерий Эльстона–Стьюарта, сравнивающий различные генетические гипотезы (Elston, Stewart, 1971; Аксенович и др., 2001).

Для подготовки данных и проведения анализа использовали разработанные нами пакеты программ `Recode_ped`, `Loop_edge`, `Pre_dat` и `MAN_A` (Belonogova, Axenovich, 2007; Axenovich *et al.*, 2008), открытых для свободного доступа на сайте <http://mga.bionet.nsc.ru/soft/index.html>.

На основании полученных оценок частот аллелей и пенетрантностей генотипов рассчитывали ожидаемые частоты фенотипов потомков при известных фенотипах родителей.

Результаты

Морфология волос стандартной и аберрантной форм красной полевки

Общая окраска меха дорсальной поверхности тела («мантии») красных полевок стандартной формы: желто-оранжевая или ярко-оранжевая от головы до хвоста (рис. 1). На боках волосы более светлые – желто-серые, а на животе – светло-серые. На общем оранжевом фоне спины встречаются небольшие вкрапления черных волос. Хвост у основания покрыт волосами оранжевого цвета, а дистальный кончик его более темный.

Визуально у красных полевок аберрантной формы вся дорсальная поверхность тела окра-

шена темнее, чем у полевок стандартной формы. На голове и передней половине тела аберрантных особей шерсть темно-оранжевого цвета, а в районе крестца (на огузке) – практически полностью черная (рис. 1). Бока, вентральная сторона тела и хвост по всей длине у аберрантной формы окрашены темнее, чем у стандартной.

Самые длинные и толстые волосы у полевок обеих форм – направляющие, окрашенные в черный цвет от вершины до корня (рис. 2, а), при этом их верхние, расширенные («ланцетовидные») концы содержат заметно больше эумеланина, чем узкие стержни, вплоть до корня. Диаметр направляющих волос варьирует в верхней расширенной части от 60 до 70 мкм, а длина – от 11 до 14 мм. В целом волос этой категории у аберрантной формы заметно больше, чем у стандартной. Хотя направляющие волосы вносят свой вклад в восприятие окраски шерсти, их значительно меньше, чем остевых волос, поэтому в определении цвета покрова наибольшая роль принадлежит последним. При этом воспринимаемый визуально общий тон окраски зависит от соотношения длин черного кончика и ниже расположенного феомеланинового участка ости.

Остевые волосы с образцов, взятых на загривке у обеих форм, представлены двумя видами. Так, «ость-1» имеет строение, характерное для волос типа «агути»: за верхним узким кончиком волоса, содержащим черный эумеланин, следует расширенный участок с переходом от черного в желто-оранжевый цвет разной интенсивности в зависимости от количественного содержания феомеланина. В переходной зоне от черной к желто-оранжевой частям гранны (верхняя, расширенная часть волоса) происходит постепенная замена эумеланинового пигмента на феомеланиновый (рис. 2, б). Такое строение характерно для верхней, «ланцетовидной», части волоса, тогда как в нижней узкой части – стержне – вновь содержится лишь эумеланин, однако темная окраска в этой части волоса менее интенсивна, чем на кончике.

При равной у обеих форм общей длине ости и длине гранны черные вершины «ости-1» у аберрантной формы в 1,7 раза длиннее, а феомеланиновые участки, напротив, в 1,2 раза короче, чем у стандартной (табл. 1). При этом обращает на себя внимание тот факт, что интен-

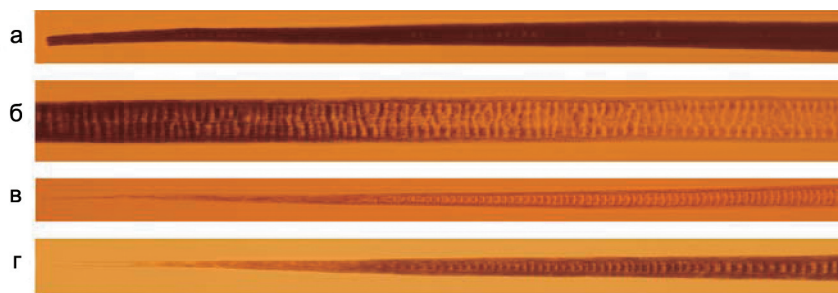


Рис. 2. Волосы красной полевки стандартной и aberrантной окраски.

а – верхняя и средняя части направляющего волоса, полностью черного от корня до вершины; б – нижняя часть грани остевого волоса типа «агути» («ости-1») – переходная зона от черной к желто-оранжевой окраске; в – полностью желто-оранжевый остевой волос («ость-2») полевки стандартной окраски; г – более интенсивно окрашенный остевой волос («ость-2») полевки aberrантной окраски. Увеличение: окуляр $\times 15$, объектив $\times 40$.

Таблица 1

Морфометрические показатели остевых волос типа «агути» («ость-1») на загривке стандартной и aberrантной форм красной полевки ($M \pm SEM$)

Окрасочная форма	Длина ости, мм	Длина грани, мм	Длина эу- и феомеланиновой частей грани, мм		n
			эумеланин	феомеланин	
Стандартная форма	$9,7 \pm 0,15$	$3,3 \pm 0,12$	$0,39 \pm 0,015$	$2,91 \pm 0,13$	20
«Черный огузок»	$9,5 \pm 0,16$	$3,1 \pm 0,17$	$0,65 \pm 0,015$	$2,40 \pm 0,16$	20
Достоверность отличий (критерий Стьюдента)	n.s.	n.s.	$P < 0,001$	$P < 0,05$	

сивность желто-оранжевой окраски «ости-1» у aberrантной формы выше за счет большей концентрации феомеланиновых пигментных гранул в сердцевине грани и корковом слое.

Таким образом, у aberrантных полевок шерстный покров передней части чепрака («мантии») существенно темнее, чем у стандартных. Это достигается, в том числе за счет большего содержания черных направляющих волос и большей длины эумеланиновых участков остевых («ость-1») волос.

В шерстном покрове на загривке как стандартной, так и aberrантной форм присутствует также «ость-2», которая не имеет характерного для волос типа «агути» распределения пигмента по их длине. Эти волосы от вершины до корня содержат лишь феомеланин, они желто-оранжевого цвета. Следует отметить также, что в желто-оранжевый цвет остевых волос, определяемый в основном пигментными гранулами, содержащими феомеланиновый (желто-оранжевый) пигмент, вносит свой вклад и желтый цвет белкового вещества, из которого состоят

корковый и сердцевинный слои самого волоса (Чернова, Целикова, 2004).

«Ость-2» у aberrантных полевок окрашена в желто-оранжевый цвет большей интенсивности (до оранжево-красного), чем у стандартных (рис. 2, в, г). Кроме того, в сердцевине их волос наряду с феомеланиновыми гранулами имеются черные эумеланиновые, поэтому волосы этой категории у них существенно темнее, чем у стандартной формы.

Состав категорий волос на огузке стандартной формы красной полевки не отличается существенно от таковой на загривке: имеются и черные направляющие, и остевые волосы двух видов – «ость-1» (типа «агути») и «ость-2» (полностью желто-оранжевые). На огузке же aberrантной формы не только направляющие, но и остевые волосы полностью черные – эумеланиновые.

Пуховые волосы – наиболее короткие и тонкие, окрашенные по типу «агути»: короткие верхние кончики темные, за ними следуют очень осветленные участки стержня, а нижняя часть

волоса вновь темная. Пуховые волосы не играют существенной роли в визуально воспринимаемой окраске покрова, однако надо отметить, что они у аберрантных особей на заливке более темно-окрашенные (содержат больше эумеланиновых гранул), чем у стандартной формы.

Наследование признака «черный огузок» у красной полевки

Результаты комплексного сегрегационного анализа свидетельствуют о майоргенном контроле аберрантной окраски ($\chi^2_3 = 3,14$). Согласно этой модели, основной вклад в изучаемый полиморфизм по окраске вносит один аутосомный locus, частота аллеля *A* в лабораторной колонии равна 0,499, а пенетрантности генотипов *AA*, *AB* и *BB* равны 0, 0 и 0,99 соответственно. Другими словами, полученная модель предполагает, что аберрантная окраска никогда не возникает у носителей генотипов *AA* и *AB*, но проявляется практически у всех гомозигот по аллелю *B*, т. е. аберрантная окраска наследуется как аутосомный рецессивный признак. Для того чтобы наглядно продемонстрировать справедливость полученной модели, мы рассчитали ожидаемые частоты стандартных и аберрантных потомков при разных вариантах скрещиваний.

Обозначим фенотип, соответствующий стандартной окраске, $x = 0$, а аберрантной $-x = 1$. Частота различных генотипов у особей разной окраски определяется по формулам:

$$P(AA|x) = \frac{P(AA)P(x|AA)}{P(AA)P(x|AA) + P(AB)P(x|AB) + P(BB)P(x|BB)}$$

$$P(AB|x) = \frac{P(AB)P(x|AB)}{P(AA)P(x|AA) + P(AB)P(x|AB) + P(BB)P(x|BB)}$$

$$P(BB|x) = \frac{P(BB)P(x|BB)}{P(AA)P(x|AA) + P(AB)P(x|AB) + P(BB)P(x|BB)}$$

где $P(AA)$, $P(AB)$ и $P(BB)$ – частоты соответствующих генотипов в популяции, а $P(x|AA)$, $P(x|AB)$ и $P(x|BB)$ – вероятности фенотипа x у особей с различными генотипами. Для $x = 1$ эти вероятности равны пенетрантностям генотипов w_g , а для $x = 0$ величинам, равным $(1 - w_g)$.

Легко показать, что вероятность фенотипа x у потомка родительской пары с фенотипами x_1 и x_2 равна:

$$P(x|x_1x_2) = \sum_{g_1=AA,AB,BB} P(g_1|x_1) \sum_{g_2=AA,AB,BB} P(g_2|x_2) \sum_{g=AA,AB,BB} P(g|g_1g_2)P(x|g).$$

Здесь суммирование проводится по всем возможным генотипам родителей и потомка. Расчеты, выполненные по приведенным формулам, показали, что ожидаемая частота аберрантных потомков составляет: у пары родителей со стандартной окраской 0,112, у пары, в которой один родитель имеет стандартную, а другой аберрантную окраску, – 0,332, а у пары родителей с аберрантной окраской – 0,985.

Сравнение числа потомков разной окраски, наблюдаемого в родословных, с ожидаемым при условии справедливости гипотезы о моногенном рецессивном контроле аберрантной окраски однозначно свидетельствует в пользу данной гипотезы (табл. 2). Видно, что для всех типов скрещиваний наблюдаемые численности потомков с разной окраской хорошо совпадают с ожидаемыми.

Частота встречаемости аберрантной окрасочной формы «черный огузок» в популяции красной полевки

В течение нескольких лет (1991–1995 гг.) после начала мониторинговых исследований аберрантно окрашенных красных полевок отмечено не было. Впервые два зверька с нетипичной окраской (темный, практически черный, цвет огузка) были зарегистрированы в 1996 г. после депрессии численности популяции 1995 г. В 1997 г. была обнаружена только одна такая аберрантная особь. И лишь начиная с 1999 г. после минимума (депрессии) численности 1998 г. подобные зверьки стали отмечаться в заметном количестве, достигнув более 15% от общего числа исследованных особей в 2002 г. (рис. 3). Через несколько лет после появления (обнаружения) аберрантного признака изменение доли в популяции «частичных меланистов» синхронизировалось с динамикой относительной численности вида. Так, за период 1999–2010 гг. корреляция Спирмена между этими показателями составила $r_s = +0,60$, $n = 12$; $p < 0,04$.

Таблица 2

Расщепление по признаку «черный огузок» в потомстве красных полевков

Фенотип родителей	Численность потомков	Фенотип потомков		n	χ^2_1
		стандартная форма	«черный огузок»		
Стандартная форма × стандартная форма	наблюдаемая	146	27	173	3,38
	ожидаемая	153,6	19,4		
Стандартная форма × «черный огузок»	наблюдаемая	26	8	34	1,43
	ожидаемая	22,7	11,3		
«Черный огузок» × «черный огузок»	наблюдаемая	0	119	119	1,81
	ожидаемая	1,8	117,2		

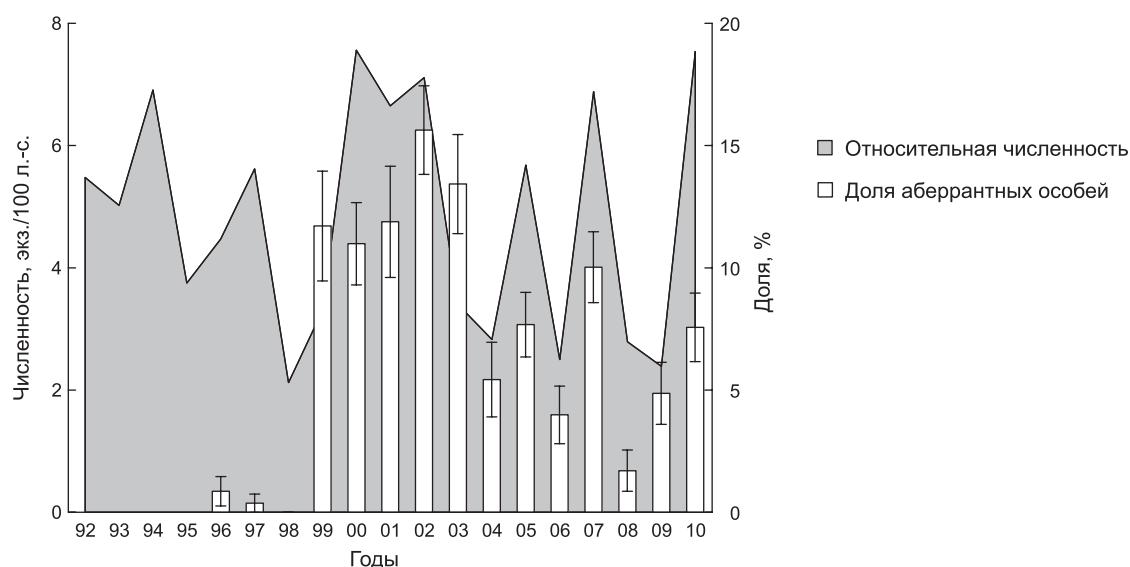


Рис. 3. Относительная численность красной полевки и частота встречаемости aberrантно окрашенных («черный огузок») особей в окрестностях новосибирского Академгородка.

Л.-с. – ловушко-суток.

Следует отметить, что частота встречаемости aberrантных особей неравномерно распределена в пределах исследуемой территории. Наибольшая доля «частичных меланистов» (около 14% среди зверьков, отловленных за период с 1996 по 2010 гг.) отмечается в узкой зоне западнее Бердского шоссе, вблизи берега Обского моря. По направлению к востоку от шоссе их доля снижается (до 6% в районе биостанции и 2% на территории Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН). В 2003 г. единичные aberrантные особи были зарегистрированы в выборке из окрестностей с. Нижний Коён (около 30 км к юго-востоку от Академгородка).

Обсуждение

Полиморфизм по окраске шерстного покрова встречается во многих природных популяциях мелких грызунов (Гершензон, 1946, 1974; Lidicker, 1963; Gill, 1976; Большаков и др., 1982, 1989; Евсиков и др., 1997, 1999а, б, 2001; Потопов и др., 1998; Axenovich *et al.*, 2004).

У красной полевки и близких видов – рыжей (*M. glareolus*) и красно-серой (*M. rufocanus*) – известна возрастная, сезонная, географическая, биотопическая и локальная изменчивость окраски шерстного покрова (Громов, Ербаева, 1995; Емельянова, 2006, 2007, 2009), иногда затрудняющая их видовую идентификацию.

Эта изменчивость касается, в первую очередь, интенсивности основного тона окраски спины – от светло-песочного до темно-коричневого. Однако при этом в некоторых популяциях видов рода *Myodes* обнаружен полиморфизм по окраске шерсти, т. е. присутствие дискретных окрасочных форм (Кошкина и др., 1982; Григорьев, 1989; Iwasa, 2004; Малышев, 2011).

Так, на о. Зеленый Малой Курильской гряды Е.М. Григорьевым (1989) отмечены особи красно-серой полевки с практически черной окраской верхней стороны тела. Возможно, об этой же форме с «очень темной, почти черной, окраской верха», обитающей на о. Кунашир, упоминают И.М. Громов и М.А. Ербаева (1995).

Среди красных полевок, обитающих у северной границы средней приенисейской тайги, наряду с типичной окрасочной формой с широкой яркой мантией, отмечена форма с узкой «чернобурой» мантией (Кошкина и др., 1982).

Нами впервые в истории популяционных исследований зарегистрирован феномен появления и дальнейшего закрепления окрасочного полиморфизма (по признаку «черный огузок») в популяции красной полевки, обитающей в окрестностях новосибирского Академгородка.

Нами показано моногенное наследование абберрантного признака, выявлены различия в особенностях морфоструктуры и в распределении типов волос у стандартной и абберрантной форм. Показано, что хотя цвет передней части чепрака обеих форм находится в пределах видового варьирования оттенка основного тона окраски спины, абберрантные зверьки отличаются большей интенсивностью окраски.

В литературе упоминание о сходной, «мутантной» по происхождению окраске шерстного покрова («темное пятно на крестце») у красных полевок, обитающих на восточной границе ареала вида в чукотской тундре, имеется лишь в сводке И.М. Громова и М.А. Ербаевой (1995). К сожалению, ни ссылок на первоисточник информации, ни указаний на коллекционные сборы авторы не приводят.

Показано, что признак «черный огузок» у красной полевки по аналогии с другими исследованными окрасочными признаками мелких грызунов (Наследова и др., 1980; Прасолова и др., 1991; Евсиков и др., 1997; Брагин и др., 2002; Чепраков и др., 2005) генетически детер-

минирован по типу моногенного аутосомного рецессивного наследования.

Иногда в качестве механизма поддержания окрасочного полиморфизма у грызунов предполагается адаптивность самого тона окраски в конкретных условиях существования (Данилов, 1976; Николаева, 1978; Hoekstra *et al.*, 2004). Однако часто поддержанию полиморфизма могут способствовать плейотропия и взаимные эффекты генетических систем, ответственных за окраску покровов, с одной стороны, и физиологических, репродуктивных, поведенческих и других приспособительно-значимых характеристик животных – с другой (Гершензон, 1946, 1974; Фолитарек, Апенкина, 1959; Беляев, Евсиков, 1961; Большаков и др., 1982, 1989; Мошкин и др., 1991; Duhl *et al.*, 1994; Manne *et al.*, 1995; Евсиков и др., 1997, 1999а, б, 2001; Потапов и др., 1998; Bazhan *et al.*, 1999; Вагин, 2001; Брагин и др., 2002; Beermann *et al.*, 2004; Колдаева, Колдаев, 2007; Трапезов, 2008; Трапезов, Трапезова, 2009; Gulevich *et al.*, 2010). В значительной мере множественная плейотропия генов окраски у млекопитающих связана с общностью эмбрионального происхождения из нервного гребня как меланоцитов, так и значительного пула клеток нервной системы, мезенхимных клеток сердца и др. (Сосунов, 1999).

Популяционный полиморфизм по конкретным локусам может быть разделен на «переходный» (замещение ранее обычного аллеля другим, дающим его носителям более высокую приспособленность) и «устойчивый», или «стабилизированный», поддерживаемый одной из форм уравнивающего отбора.

Судя по нашим данным, в своем становлении и закреплении в окрестностях новосибирского Академгородка полиморфизм по гену «черный огузок» прошел как «переходную» стадию, сопровождавшуюся быстрым ростом частоты абберрантной формы от момента ее появления и дальнейшим распространением из «кубла», так и последовавшую затем стадию «стабилизации», когда динамика частоты встречаемости абберрантных особей пришла в соответствие с изменениями относительной численности вида на исследуемой территории.

Обращает на себя внимание тот факт, что резкий рост встречаемости признака в 1999 г. следует за годом наименьшей за весь период

наблюдений численности популяции, когда в условиях «бутылочного горлышка» возрастает вероятность инбридинга и, соответственно, выхода рецессивного признака в гомозиготное состояние.

Можно предположить, что в предшествующий этому событию период на фоне высокой численности популяции признак «черный огузок» не проявлялся, поскольку ответственный за него рецессивный аллель, появившись здесь *de novo* (либо будучи занесенным откуда-либо), пребывал в гетерозиготном состоянии. Последующее же закрепление признака могло быть опосредовано выходом уклоняющегося в своем проявлении гена в гомозиготное состояние и дифференциальной – в изменчивых внутривидовых условиях – приспособленностью окрасочных форм, связанной с действием механизмов плейотропии.

Подобную связь движения частот окрасочных фенотипов с динамикой внутривидовых процессов и внешнесредовых условий мы наблюдали ранее на примере популяции водяной полевки (Евсиков и др., 1997, 1999а, б, 2001; Потапов и др., 1998). Дальнейшие исследования помогут ответить на вопрос о том, какие именно адаптивные преимущества приобретают окрасочные формы красной полевки в изменчивых условиях существования.

В достаточно жестких условиях антропогенного воздействия природа окрестностей новосибирского Академгородка преобразуется, предоставляя при этом исследователям удачные модели для изучения микроэволюционных событий и трансформации генофондов популяций обитающих здесь видов.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность В.Н. Бахваловой за предоставленную возможность проведения работ по разведению животных в надлежащих условиях и Б.И. Шефтелю за возможность ознакомиться с малоизвестной литературой. Исследования поддержаны РФФИ (гранты № 09-04-01712, 11-04-00653, 11-04-01690), программами Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (грант 26.6) и Президиума СО РАН совместных исследований со сторонними организациями (грант 112).

Литература

- Аксенович Т.И., Зоркольева И.В., Кириченко А.В. и др. Анализ родословных при оценке частот аллелей в популяциях коренных жителей Сибири // Генетика. 2001. Т. 37. № 11. С. 1538–1544.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Влияние мутаций окраски меха у норок на их воспроизводительную функцию и жизнеспособность // Межвуз. конф. по эксперим. генетике: Тез. докл. Ч. 1. Л., 1961. С. 18.
- Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П. Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500–502.
- Большаков В.Н., Мазина Н.К., Евдокимов Н.Г. Особенности интерьерных показателей и энергетики тканевого окислительного обмена у черной и бурой морф слепушонки обыкновенной // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263. № 1. С. 244–246.
- Брагин А.В., Рогов В.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. Самцы водяной полевки с белой пятнистостью меняют свой социальный ранг в присутствии самки // Докл. АН. 2002. Т. 387. № 1. С. 125–127.
- Вагин Ю.В. Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. 3. Анализ плодовитости норок генотипов *ppAA* и *ppAa* // Біополімери і клітина. 2001. Т. 17. № 3. С. 249–252.
- Гершензон С.М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков *Cricetus cricetus* // Журн. общ. биологии. 1946. Т. 7. Вып. 2. С. 97–130.
- Гершензон С.М. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. Вып. 5. С. 678–684.
- Григорьев Е.М. Мелкие млекопитающие Малой Курильской гряды. Темная форма красно-серой полевки с острова Зеленый // Докл. МОИП. Сер. «Зоология и ботаника». М.: Изд-во Наука, 1989. С. 7–11.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб: Изд-во ЗИН РАН, 1995. 522 с.
- Данилов О.Н. Хищные птицы и совы Барабы и Северной Кулунды. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 105 с.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка: образ вида. М.: Наука, 2001. С. 386–411.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на

- юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1133–1143.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Рогов В.Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сиб. экол. журнал. 1999а. Т. 6. № 1. С. 59–68.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Музыка В.Ю. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение II. Пространственно-этологическая структура популяции // Сиб. экол. журнал. 1999б. Т. 6. № 1. С. 69–77.
- Емельянова А.А. Возрастная и сезонная изменчивость окраски меха европейской рыжей полевки // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2006. Вып. 2. С. 68–74.
- Емельянова А.А. О некоторых аспектах физиолого-биохимических процессов, обуславливающих изменчивость признаков окраски меха европейской рыжей полевки // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2007. Вып. 5. С. 93–100.
- Емельянова А.А. Изменчивость окраски меха европейской рыжей полевки (*Clerthrionomys glareolus* Schreber) в верховьях Волги и на сопредельных территориях // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2009. Вып. 12. С. 49–57.
- Колдаева Е.М., Колдаев Н.А. Доместикация и хозяйственно полезные признаки у пушных зверей // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 62–75.
- Кошкина Т.В., Зацепин Т.С., Шефтель Б.И. Цветовые формы красной полевки на Среднем Енисее (как пример внутривидовой дифференциации) // Докл. МОИП. Сер. «Зоология и ботаника». М.: Изд-во Наука, 1982. С. 16–18.
- Мальшев Ю.С. Обнаружение меланизма в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas) долины реки Верхней Ангары (Северное Забайкалье) // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. общ. при РАН). М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2011. С. 297.
- Мошкин М.П., Добротворский А.К., Мак В.В. и др. Иммунореактивность полевок рода *Clethrionomys* на разных фазах популяционного цикла // Докл. АН. 1995. Т. 345. № 2. С. 280–282.
- Мошкин М.П., Евдокимов Н.Г., Мирошниченко В.А. и др. Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // Усп. соврем. биологии. 1991. Т. 111. Вып. 1. С. 95–100.
- Наследова Н.И., Печуркина Н.И., Рувинский А.О. и др. Наследование окраски меха у водяной полевки *Arvicola terrestris* L. // Генетика. 1980. Т. 16. Вып. 2. С. 347–349.
- Николаева А.И. Адаптивная изменчивость окраски меха водяной полевки в ландшафтах юга Западной Сибири // Зоол. журнал. 1978. Т. 56. Вып. 11. С. 1720–1726.
- Панов В.В. Мелкие млекопитающие лесопарковой зоны ННЦ – прокормители преимагинальных фаз таежного клеща // Инфекции, передаваемые клещами в Сибирском регионе. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2011. С. 35–38.
- Петрухин И.В., Петрухин Н.И. Кормление домашних и декоративных животных: справочная книга. М.: Нива России, 1992. 336 с.
- Потапов М.А., Рогов В.Г., Евсиков В.И. Влияние популяционного стресса на встречаемость водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) с белыми отметинами // Докл. АН. 1998. Т. 358. № 5. С. 713–715.
- Прасолова Л.А., Бажан Н.М., Всеволодов Э.Б., Латыпов И.Ф. Уточнение генотипа окраски на основе морфологического анализа пигментации меха бурых и черных водяных полевок // Генетика. 1991. Т. 27. № 8. С. 1423–1430.
- Сосунов А.А. Нервный гребень и его нейральные производные // Сорос. образоват. журнал. 1999. № 5. С. 14–21.
- Телегин В.И. Фауна лесопарка и влияние на ее формирование антропогенного фактора // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1971. № 5. Вып. 1. С. 58–66.
- Телегин В.И. Териофауна лесопарка Новосибирского научного центра // Вопросы лесопаркового хозяйства и озеленения Новосибирского научного центра. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР, 1972. С. 24–41.
- Телегин В.И. Мелкие млекопитающие Приобских сосновых боров окрестностей Новосибирска // Тр. Биол. ин-та. Вып. 16. Фауна Сибири. Ч. 2. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. С. 310–319.
- Трапезов О.В. Регуляторные эффекты генов поведения и управление окрасочным формообразованием у американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 63–83.
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И. Воспроизводящая коллекция окрасочных генотипов американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 554–570.
- Фолитарек С.С., Апенкина Н.Н. О способности водяной крысы и некоторых других видов плавать в условиях эксперимента // Водяная крыса и

- борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск: Кн. изд-во, 1959. С. 172–196.
- Чепраков М.И., Евдокимов Н.Г., Глотов Н.В. Наследование окраски меха у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // *Генетика*. 2005. Т. 41. № 11. С. 1552–1558.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н. Атлас волос млекопитающих. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2004. 428 с.
- Юдин Б.С. Комплексы насекомоядных млекопитающих в ландшафтах Новосибирской области // Биологическое районирование Новосибирской области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969. С. 131–143.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 296 с.
- Axenovich T.I., D'Andrea P.S., Fernandes F. *et al.* Inheritance of white head spotting in natural populations of South American water rat (*Nectomys squamipes* Rodentia: Sigmodontinae) // *J. Hered.* 2004. V. 95. N 1. P. 76–80.
- Axenovich T.I., Zorkoltseva I.V., Liu F. *et al.* Breaking loops in large complex pedigrees // *Hum. Hered.* 2008. V. 65. P. 57–65.
- Bazhan N.M., Yakovleva T.V., Makarova E.N. Agouti locus may influence reproduction under food deprivation in the water vole (*Arvicola terrestris*) // *J. Exp. Zool.* 1999. V. 283. N 6. P. 573–579.
- Beermann F., Orlow S.J., Lamoreux M.L. The *Tyr* (*albino*) locus of the laboratory mouse // *Mamm. Genome*. 2004. V. 15. N 10. P. 749–758.
- Belonogova N.M., Axenovich T.I. Optimal peeling order for pedigrees with incomplete genotypic information // *Comput. Biol. Chem.* 2007. V. 31. P. 173–177.
- Duhl D.M.J., Stevens M.E., Vrieling H. *et al.* Pleiotropic effects of the mouse *lethal yellow* (*Ay*) mutation explained by deletion of a maternally expressed gene and the simultaneous production of *agouti* fusion RNAs // *Development*. 1994. V. 120. P. 1695–1708.
- Elston R.C. Segregation analysis // *Adv. Hum. Genet.* 1981. V. 11. P. 63–120, 372–373.
- Elston R.C., Stewart J. A general model for the genetic analysis of pedigree data // *Hum. Hered.* 1971. V. 21. P. 523–542.
- Gill A.E. White spotting in the California vole // *Heredity*. 1976. V. 37. P. 113–128.
- Gulevich R.G., Plyusnina I.Z., Prasolova L.A. *et al.* White spotting in Norway rats selected for tame behavior // *J. Zool.* 2010. V. 280. Iss. 3. P. 264–270.
- Hoekstra H.E., Drumm K.E., Nachman M.W. Ecological genetics of adaptive color polymorphism in pocket mice: Geographic variation in selected and neutral genes // *Evolution*. 2004. V. 58. N 6. P. 1329–1341.
- Iwasa M.A. A note on aberrant pelage colors in a wild population of the gray red-backed vole *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* in Hokkaido // *Mammal Study*. 2004. V. 29. P. 93–95.
- Lidicker W.Z., Jr. The genetics of a naturally occurring coat-color mutation in the California vole // *Evolution*. 1963. V. 17. P. 340–346.
- Manne J., Argeson A.C., Siracusa L.D. Mechanisms for the pleiotropic effects of the agouti gene // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1995. V. 92. P. 4721–4724.
- White G.C., Anderson D.R., Burnham K.P., Otis D.L. Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos: U.S. Government Printing Office, 1982. 236 p.

THE ABERRANT «BLACK RUMP» COAT COLORATION IN NORTHERN RED-BACKED VOLES (*MYODES RUTILUS*) CAUGHT IN THE VICINITY OF THE NOVOSIBIRSK ACADEMGORODOK

M.A. Potapov¹, P.M. Borodin², T.I. Axenovich², V.V. Panov¹, O.F. Potapova¹, L.A. Prasolova², V.I. Evsikov¹

¹ Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: map@ngs.ru;

² Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia

Summary

Long-term monitoring of populations of small mammals in the vicinity of the Novosibirsk Academgorodok revealed individuals of red-backed voles (*Myodes rutilus*) with an aberrant black coloration of the rump, first recorded in 1996. Subsequently, the occurrence of the aberrant form varied from year to year and reached 10–15 %. It correlated with the time course of population density. Analysis of the morphological structure of hairs from different topographical sites of the shabrack of voles of standard and aberrant forms shows that the «black rump» trait is also accompanied with more intense shabrack coloration. Complex segregation analysis of inheritance of the black rump in laboratory breeding has shown monogenic autosomal recessive control of this trait.

Key words: red-backed vole (*Myodes rutilus*), coat coloration, coat-color polymorphism, hair morphology, monogenic inheritance.