

СЫЧЁВА Вера Борисовна

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕЛЮСТНОГО
АППАРАТА ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ,
*Sorex araneus L.***

Специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2011

Работа выполнена в Лаборатории микроэволюции млекопитающих
Учреждения Российской академии наук
Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор

В.Н. Орлов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

Н.А. Щипанов

кандидат биологических наук

В.Ю. Олейниченко

Ведущая организация:

Московский Педагогический
Государственный Университет

Защита диссертации состоится 13 декабря 2011 г. в 14:00 на заседании совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д.002.213.01 при Учреждении Российской академии наук Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д.33.

Телефон/факс: (495) 952-35-84; www.sevin.ru, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан 11 ноября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. У широко распространенной в Палеарктике обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L., известно более 70 хромосомных рас (внутривидовых форм), в том числе 17 на Русской равнине, которые отличаются диагностическими признаками хромосомного набора (Wójcik et al., 2003; Орлов и др., 2004; Щипанов и др., 2009; White et al., 2010). На равнинах Предкавказья и на Кавказе обыкновенную бурозубку замещает близкий криптический вид кавказская бурозубка, *S. satunini* Ogn..

Современные ареалы и границы контакта хромосомных рас обыкновенной бурозубки формировались в послеледниковье в процессе расселения популяций из различных рефугиумов (Searle, Wójcik, 1998, Orlov et al., 2007; Орлов и др. 2007). Границы первоначального контакта хромосомных рас маркируются хромосомами неполной гомологии и не размываются в процессе гибридизации. Поэтому обыкновенная бурозубка служит удобной моделью для изучения изолирующей роли хромосомных перестроек и эволюционных последствий гибридизации.

Сравнивая популяции хромосомных рас и криптических видов можно попытаться выяснить, какие эволюционные процессы преобладают в зонах вторичного контакта - сближение в результате ограниченной гибридизации или, напротив, расхождение признаков.

Иван Иванович Шмальгаузен в своей последней монографии (1969 г.) выделил особую форму отбора – «межгрупповую конкуренцию» популяций и внутривидовых форм, важной особенностью которой считал ее ослабление по мере расхождения признаков. Эти теоретические представления до сих пор не были проверены на фактическом материале. Хромосомные расы и криптические виды группы обыкновенной бурозубки могут служить удобной моделью для проверки этой гипотезы.

Промеры нижней челюсти традиционно используются в морфометрических сравнениях ископаемых и рецентных бурозубок (Зайцев,

1992; Polly, 2003; Зайцев, Осипова, 2003, 2004; Осипова, 2006), криптических видов и популяций обыкновенной бурозубки (Куприянова и др., 2003; Polly, 2003, 2007; Okulova et al., 2007; White, Searle, 2008, 2009;), но при этом без попыток функционального анализа краниометрической изменчивости. Краниометрические исследования зон контакта хромосомных рас ограничены гибридными зонами Новосибирск и Томск в окрестностях Новосибирска (Polyakov et al., 2002) и рас Guzovy Młyn и Łęgucki Młyn в Польше (Banaszek et al., 2003).

Челюстной аппарат был выбран для исследования микроэволюционных процессов в популяциях потому, что возможен функциональный анализ его морфометрических особенностей (Никольский, 1983, 1990, 1997). Следует также отметить, что изменчивость нижней челюсти бурозубок меньше, чем других отделов черепа и, возможно, стабилизируется отбором (Polly, 2003).

Цель и задачи. Целью работы было исследование изолирующего эффекта гибридных зон между хромосомными расами, межпопуляционной и межрасовой изменчивости морфометрических признаков челюстного аппарата обыкновенной бурозубки в сравнении с близким криптическим видом - кавказской бурозубкой.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить морфометрические различия челюстного аппарата четырех популяций хромосомных рас в районах контакта их ареалов на Валдайской возвышенности.
2. Описать локализацию и структуру гибридной зоны хромосомных рас Москва и Западная Двина, распределение в ней бурозубок исходных рас и гибридов.
3. Оценить изолирующий эффект гибридных зон между хромосомными расами на Валдайской возвышенности по краниометрическим данным.
4. Сопоставить межрасовую и межпопуляционную изменчивость морфометрических признаков челюстного аппарата обыкновенной бурозубки.

5. Сравнить краниометрические различия хромосомных рас обыкновенной бурозубки и кавказской бурозубки, географически замещающей ее на равнинах Предкавказья.

Научная новизна и практическая значимость. Полученные результаты имеют важное теоретическое значение для понимания эволюционных процессов в зонах вторичного контакта популяций, в частности, изолирующей роли хромосомных перестроек и эволюционных последствий гибридизации. Впервые показаны морфофункциональные отличия популяций обыкновенной бурозубки в районах контакта хромосомных рас Москва, Селигер, Западная Двина и С.-Петербург. В частности показаны достоверные отличия по размерам отделов нижней челюсти, которые влияют на изменение плеч (рычагов) сил сокращения височного мускула и, следовательно, на силы сжимания челюстных мускулов. Впервые исследована гибридная зона хромосомных рас Москва и Западная Двина и сделан вывод, что ограниченная гибридизация не приводит к нивелировке морфометрических различий между расами.

Полученные результаты могут быть использованы при разработке стратегий сохранения генетического разнообразия уязвимых и исчезающих видов, в лекционных курсах по популяционной биологии.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на IV-й Конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН: «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 8-9 апреля 2010 г.); на Конференции «Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация» (Петергоф, 12-17 мая 2010 г.); III-й Международной конференции «Новое в биологии землероек» (Сыктывкар, 14-17 сентября 2010 г.); на Международном совещании IX-й Съезд Териологического общества при РАН «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 1-4 февраля 2011 г.); VI-м Маммалогическом Европейском Конгрессе (Париж, 19-24 июля 2011 г.) и коллоквиумах лаборатории микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 научных работ (3 статьи и 6 тезисов докладов и материалов конференций), из них 2 статьи в журналах списка ВАК.

Структура и объем работы. Текст диссертации изложен на 129 страницах и состоит из введения, шести глав, выводов, списка использованной литературы и двух приложений. Работа иллюстрирована 87 рисунками и 6 таблицами.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю проф. В. Н. Орлову и д.б.н., в.н.с. Ю.М. Борисову за руководство цитогенетическим разделом работы, к.б.н. Е.В. Черепановой за консультации и совместную работу над отдельными разделами диссертации, сотрудникам Зоологического музея МГУ С.В. Крускопу и В.С. Лебедеву за предоставленную возможность работы с коллекционными материалами, проф. Н.М. Окуловой, к.б.н. М.И. Баскевич, к.б.н. Н.Ш. Булатовой, д.б.н. Л.Д. Сафроновой, за консультации и обсуждение отдельных аспектов работы, асп. О.О. Григорьевой, к.б.н. Т.А. Мироновой и С.Ю. Ирхину за помощь на разных стадиях обработки полученного материала. Автор благодарен всем участникам экспедиционных отрядов 2007-2010 годов и сотрудникам лаборатории популяционной экологии за обсуждение полученных данных. Автор считает своим долгом выразить самую глубокую благодарность доценту, к.б.н. С.П. Шаталовой за постоянную заботу и внимание. Безмерное спасибо моим родителям за всеобъемлющую поддержку, понимание и интерес к моей работе.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение. Во введении сформулированы актуальность работы, ее теоретическая и практическая значимость, цели и задачи исследования.

Глава 1. Обзор литературы

В разделе рассматривается морфо-функциональная специфика челюстного аппарата Soricidae. Кратко изложены и обсуждаются известные

особенности межпопуляционной и межрасовой изменчивости краниальных признаков обыкновенной бурозубки и особенности контакта четырех хромосомных рас на Валдайской возвышенности.

Глава 2. Материал и методы

Зона контакта трех хромосомных рас, Москва, Западная Двина и Селигер, на Валдайской возвышенности в верховьях Западной Двины была обнаружена и исследована экспедиционными отрядами в 2007 г. (грант РФФИ 07-04-10102), в 2008 г. (грант 08-04-10025), в 2009 г. (грант 09-04-10024) и в 2010 г. (10-04-10068), рук. отрядов В.Н. Орлов. Автор принимал участие в работе экспедиционных отрядов в 2007-2010 гг. Работа выполнена на черепах бурозубок, собранных лично автором в зоне контакта трех рас в окрестностях оз. Лучанское, сборах других авторов и коллекционных фондов Зоологического Музея МГУ (ЗММГУ). Принадлежность исследованных выборок бурозубок к определенной расе была установлена по G-окраске хромосом (данные д.б.н. Ю.М. Борисова, к.б.н А.И. Козловского, к.б.н. Е.В. Черепановой, С.Ю. Ирхина).

Автор принимал участие в исследовании кариотипов бурозубок в гибридной зоне хромосомных рас Москва и Западная Двина в 2010 г., (руководитель этого раздела работы - д.б.н. Ю.М. Борисов).

В анализ были включены сеголетки бурозубок, зубы которых не имели следов сношенности, без учета пола и более детального определения возраста, так как у сеголеток бурозубок нет половых или возрастных различий (Churchfield, 1990).

Всего был исследован 451 череп бурозубок, в том числе:

1) 170 черепов бурозубок с установленным кариотипом из зоны контакта трех хромосомных рас на Валдайской возвышенности, в том числе, 33 - расы Москва, 49 - расы Западная Двина и 88 - расы Селигер (сборы экспедиционных отрядов В.Н. Орлова),

2) 36 черепов обыкновенных бурозубок с установленным кариотипом на различном удалении от зоны контакта, в том числе, 19 - расы Москва из

окрестностей Москвы (Малинки) (сборы автора), 17 - расы Западная Двина из окрестностей Великих Лук (сборы В.Н. Орлова).

3) 50 черепов бурозубок с установленным кариотипом, в том числе, 20 - расы С.-Петербург из окрестностей г. Валдай (сборы В.Н. Орлова) и 30 - расы Ягры из окр. Северодвинска (сборы А.Е. Балакирева)

4) 125 черепов бурозубок, принадлежность которых к определенной хромосомной расе установлена по ареалу расы, в том числе, 27 черепов расы Лепель (Березинский заповедник, Лепельский р-н Витебская область. Беларусь, фонды ЗММГУ), 30 - расы Мантурово (Вельский р-н Архангельской области, сборы Недосекиной И.Б. и Куприяновой И.Ф.), 25 - расы Серов (Печоро-Илычский заповедник, фонды ЗММГУ), 20 - расы Нерусса (Дмитровский р-н, Курская область, фонды ЗММГУ), 23 - расы Томск (окрестности Новокузнецка Кемеровской области, фонды ЗММГУ).

5) 34 черепа кавказской бурозубки, в том числе, 14 черепов *Sorex satunini tembotovi* Orlov, Balakirev, Borisov, 2010, с известным кариотипом с равнины междуречья Кубани и Дона (сборы В.Н. Орлова), и 20 черепов из фондов ЗММГУ (Северный Кавказ).

6) 36 черепов двух видов бурозубок, 19 - *Sorex tundrensis* Merr. и 17 - *Sorex raddei* Sat. (данные черепа были взяты для сравнения).

В работе было использовано 26 признаков, характеризующих челюстной аппарат (Wójcik et al., 2003а, с изменениями): (1) - расстояние от основания нижнего резца до заднего края foramen mentale (РНО), (2) - расстояние от основания нижнего резца до заднего края нижней челюсти между угловым и сочленовным отростками (РОРКЧ), (3) - длина ряда нижних коренных зубов (ДРМ), (4) - длина коронки Рm₁ (ДППЗНЧ), (5) - длина коронки Рm₂ (ДВПЗНЧ), (6) - расстояние от заднего края нижней челюсти между угловым и сочленовным отростками до вершины сочленовного отростка (РКСНЧ), (7) - ширина внутренней ямки височного мускула, fossa temporalis interna (ШВЯ), (8) - расстояние от передней части венечного отростка до заднего края нижней челюсти между угловым и

сочленовным отростками (РВКНЧ), (9) - расстояние от третьего коренного зуба до заднего края нижней челюсти между угловым и сочленовным отростками (РТКЗКЧ), (10) - высота сочленовного отростка (ВСО), (11) - расстояние от вершины сочленовного отростка до основания углового отростка (СОУНЧ), (12) - высота границы перехода сочленовного отростка в венечный отросток (ВСВ), (13) - расстояние от вершины венечного отростка до нижнего края челюсти в области отхождения углового отростка (ВНКЧ), (14) - высота нижней челюсти за рядом коренных зубов (ВНЧ), (15) - ширина коронки M^3 (ШТКЗВЧ), (16) - ширина коронки M^2 (ШВКЗВЧ), (17) - ширина коронки M^1 (ШПКЗВЧ), (18) - высота коронки M^3 (ВТКЗВЧ), (19) - высота коронки M^1 (ВПКЗВЧ), (20) - длина нижнего зубного ряда без резца (ДНКЗ), (21) - кондило-базальная длина черепа (КБДЧ), (22) - наибольшая ширина черепа (НШЧ), (23) - высота черепа (ВЧ), (24) - длина мозговой части черепа (ДМЧ), (25) - высота венечного отростка (ВВО), (26) - высота нисходящей ветви нижней челюсти под вторым коренным зубом (ВНЧВКЗ). Схема промеров приведена на рис. 1.

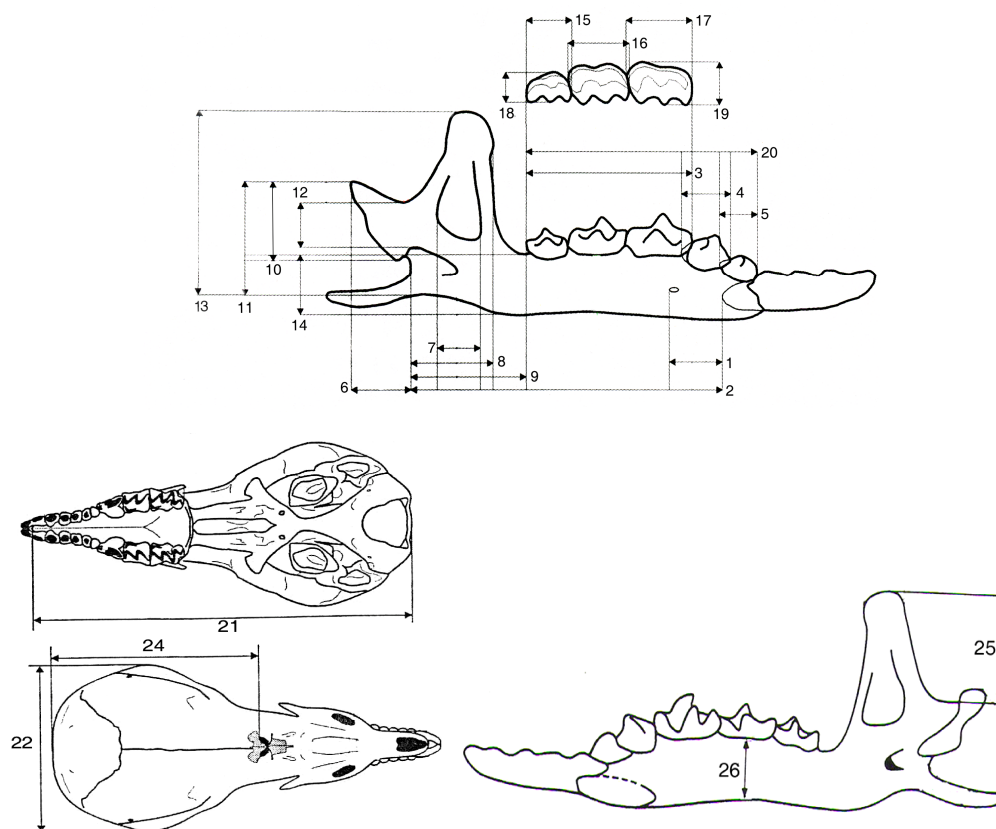


Рис. 1. Схема измерений черепа и нижней челюсти обыкновенной буроzubки.

Статистическую обработку данных по морфометрическим особенностям черепа и нижней челюсти видов и хромосомных рас проводили с использованием методов одномерной и многомерной статистики, основываясь на рекомендациях приведенных в руководстве STATISTICA 6 (Халафян, 2010). Применяли метод главных компонент, дискриминантный, канонический, корреляционный анализы и многомерное шкалирование. При попарном сравнении видов и форм использовали t-критерий Стьюдента и непараметрический критерий Колмогорова-Смирнова. Статистически значимыми принимались различия при $p < 0,05$.

Хромосомные препараты приготовлены по стандартной методике из клеток костного мозга и селезенки. Идентификацию хромосом проводили по рисунку G-окраски (с использованием трипсина) в соответствии с международной номенклатурой хромосом этого вида (Searle et al., 1991).

Глава 3. Изменчивость краниометрических показателей четырех хромосомных рас в районах их контакта на Валдайской возвышенности

Использованный в работе материал собран автором в области контакта хромосомных рас Москва, Западная Двина и Селигер в окрестностях оз. Лучанское.

Эта область контакта была исследована в 2008-2009 гг. и результаты опубликованы в статьях Борисов и др. (2008), Борисов и др. (2009), Орлов и др. (2010).

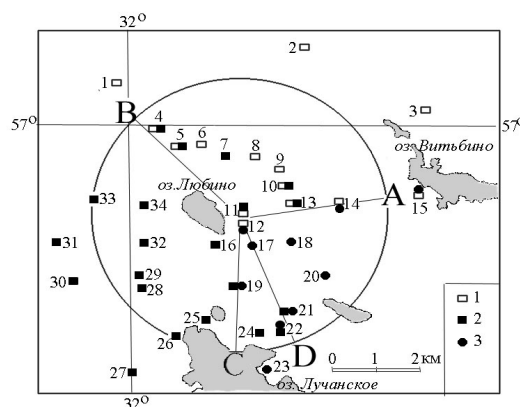


Рис. 2. Места находок хромосомных рас обыкновенной бурозубки (из статьи Орлов и др., 2010):

1 - раса Селигер, 2- раса Западная Двина, 3 - раса Москва (комбинированные значки – гибриды). Пояснения в тексте.

Для анализа этой области контакта трех хромосомных рас этими авторами был использован новый методический прием – сравнение распространения рас в круге, центр которого находится в точке максимального сближения границ ареалов всех трех хромосомных рас. По полученным авторами данным эта точка расположена вблизи оз. Любино (рис. 2). Радиус круга был принят равным 3,5 км, т.е. близким к ширине полосы перекрывания ареалов и гибридизации рас Селигер и Москва в окрестностях оз. Селигер (Vulatova et al., 2007). Площадь этого круга составляет 38,5 км². а границы ареалов рас проходят, приблизительно, по радиусам А и С (границы расы Москва), А и В (границы расы Селигер), А и D (границы расы Зап. Двина) (рис. 2).

Сектор равный 2/3 круга (А-В-С-D) занимает только раса Западная Двина (площадь 26 кв. км). Секторы рас Селигер (А-В) и Москва (А-D-С), близки к 1/3 круга (13 кв. км), причем в секторе расы Селигер широко распространена раса Западная Двина.

Область совместного обитания всех трех рас настолько мала, что ее не удалось достоверно охарактеризовать.

Хромосомная раса С.-Петербург широко распространена севернее, от Финского залива до оз. Ильмень и бассейна Мсты (Orlov et al., 2007). Мы исследовали выборку черепов этой расы из окрестностей оз. Валдай (в 140 км севернее оз. Лучанское), где по данным В.Н. Орлова и Ю.М. Борисова раса С.-Петербург контактирует с расой Селигер.

Краниометрические различия выборок четырех рас из районов контакта. Самая большая кондило-базальная длина черепа характерна для выборки расы Западная Двина, а самая малая – в выборке расы С.-Петербург (табл. 1). Три расы, Москва, Селигер и Западная Двина, не отличаются достоверно по размерам черепа и габаритному объему мозговой капсулы (произведению длины, ширины и высоты мозговой коробки). Раса Западная

Двина достоверно крупнее только расы С.-Петербург (табл. 1). По длине нижней челюсти выборки четырех рас достоверно не отличаются.

Габаритный объем мозговой капсулы характеризует область крепления височного мускула, *m. temporalis*, основного аддуктора у землероек, масса которого составляет 70% массы всех челюстных аддукторов (Никольский, 1983, 1990). Поэтому можно предположить, что выборки бурозубок из районов контакта хромосомных рас не отличаются массой основного аддуктора - височного мускула.

В черепе землероек семейства *Soricidae* уплощена мозговая капсула, соответственно, уменьшены венечный и угловой отростки нижней челюсти, что можно рассматривать как приспособление к использованию естественных пустот в почвенной подстилке (Никольский, 1983, 1990). В результате уплощения мозговой капсулы у землероек вектор силы сокращения височного мускула проходит очень полого и близко к горизонтали. Сила сокращения челюстных аддукторов (височного мускула, жевательного и крыловидного) сближается с горизонталью, что является следствием уменьшения плеч (рычагов) сил сокращения всех челюстных аддукторов и приводит к уменьшению величины силы их сжимания (Никольский, 1983, 1990).

Уменьшение силы сжимания аддукторов в результате уплощения черепа у землероек могло компенсироваться несколькими путями. В частности, мог увеличиваться венечный отросток, *proc. coronoideus*. Увеличение плеча силы сокращения особенно эффективно для самого сильного – височного мускула.

Наш анализ показал достоверные различия выборок хромосомных рас в зоне контакта их ареалов по некоторым промерам, характеризующим плечи (рычаги) сил сокращения челюстных аддукторов.

В расах Москва и Селигер достоверно уменьшается высота нижней челюсти (промер ВНКЧ, 13) по сравнению с расами Западная Двина и С.-Петербург, следовательно, происходит уплощение черепа (табл. 1).

Одновременно, в расах Москва и Селигер абсолютно и относительно увеличивается венечный отросток (промер 25, ВВО) (табл. 1, рис. 3) и уменьшается высота постановки сочленовного, *proc. condyloideus* (промер 11, СОУНЧ) (табл. 1). Достоверно большая высота венечного отростка у рас Москва и Селигер указывает на увеличение плеча (рычага) силы сокращения височного мускула, что может компенсировать уменьшение силы его сжимания в результате уплощения черепа.

Отмеченные различия выборок не могут быть случайными, поскольку аналогичные изменения венечного отростка происходят в двух выборках, Москвы и Селигер. Следует также отметить, что высота нижней челюсти не коррелирует с размерами черепа.

По сходству плеч сил сокращения челюстных аддукторов выборки хромосомных рас из зоны контакта образуют две группы: Западная Двина – С.-Петербург (высокая нижняя челюсть и низкий венечный отросток) и Москва – Селигер (низкая нижняя челюсть и высокий венечный отросток) (табл. 1).

Раса Западная Двина характеризуется достоверно более низкими коронками как первого коренного, так и третьего коренного верхней челюсти (табл. 1), что также можно рассматривать как неслучайные различия выборки, о чем свидетельствуют значения t-критерия.

Исследованные выборки хромосомных рас Москва и Селигер сходны по размерам высоты нижней челюсти и венечного отростка. Сравнивая эти выборки мы отметили достоверно большую ширину восходящей ветви нижней челюсти у расы Москва, которую характеризуют промер 8 (РВКНЧ) и ширина внутренней ямки височного мускула, *fossa temporalis interna*, (промер 7, ШВЯ) (табл. 1), что также свидетельствует о неслучайном характере различий.

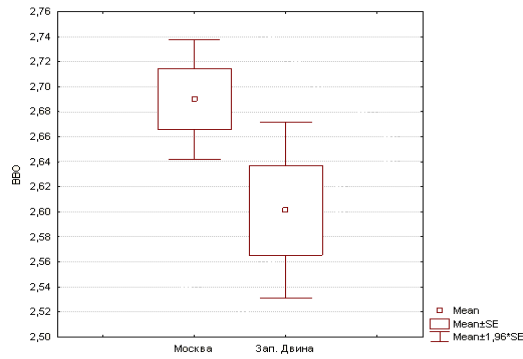


Рис. 3. Результаты сравнения выборки обыкновенной бурозубки расы Москва с расой Западная Двина по высоте венечного отростка (промер ВВО).

Увеличение этих двух промеров указывает на расширение площади крепления височного мускула у расы Москва. Вместе с тем, раса Москва характеризуется более узкой мозговой капсулой (табл. 1). Отмеченные различия челюстного аппарата хромосомных рас в зоне контакта их ареалов свидетельствуют о том, что даже за такой огромный промежуток времени как все послеледниковье (т.е. 12 – 15 тыс. лет), поток генов через межрасовые гибридные зоны не привел к полной нивелировке морфометрических особенностей рас в районе контакта их ареалов.

Глава 4. Структура гибридной зоны хромосомных рас Москва и Западная Двина

В связи с отмеченными различиями морфометрических показателей популяций рас Москва и Западная Двина мы впервые исследовали структуру гибридной зоны между этими расами.

Зона контакта хромосомных рас, Москва и Западная Двина, обыкновенной бурозубки по данным 2007-2009 гг. была прослежена на протяжении 20 км от оз. Любино до р. Волкота (Орлов и др., 2007, 2010; Борисов и др., 2008, 2009).

Было очевидным, что зона совместного обитания этих двух рас очень узкая и не превышает 1 км. Более детально гибридная зона хромосомных рас Москва и Западная Двина была исследована на южной окраине пос. Любино в 2010 г.

Расположение линий ловушек показано на схематической карте (рис. 4). В трех случаях ловушки выставлялись кольцеобразно (16 б, г, 17). Ранее (в 2008-2009 гг.) были получены данные о том, что на западной окраине поселка (пункт 16) обнаружена раса Западная Двина, а на восточной окраине – раса Москва (пункты 12 и 17) (рис. 2). Поэтому было исследовано распределение рас между пунктами 16 и 17 (рис. 4).

На 4х линиях (16а, б, в, г) отловлены обе расы и гибриды. Доля гибридов F_1 на этих линиях ловушек составляет 24,3% и в два раза меньше теоретически ожидаемой при свободной гибридизации.

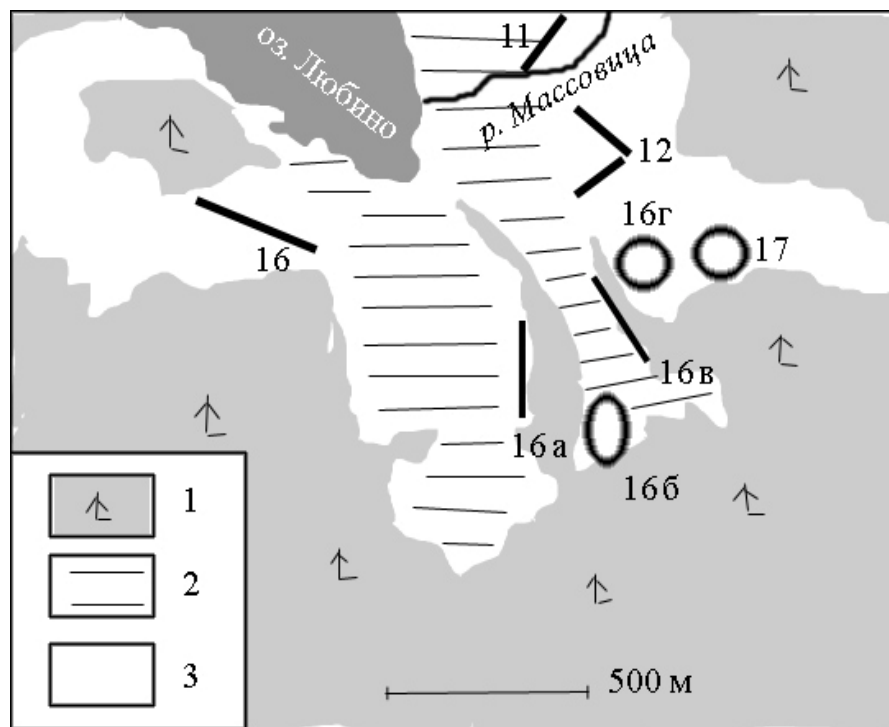


Рис. 4. Размещение линий ловушек на южной окраине пос. Любино. Номера линий соответствуют табл. 2. 1 – ельник с подлеском и травяным ярусом, 2 – постройки и огороды села, 3 – поля и луга с кустарником.

Ширина зоны, где отмечены обе расы, не превышает 500 м. Все отловленные бурозубки оказались неполовозрелыми сеголетками. Следовательно, отмеченные особенности распределения хромосомных рас в гибридной зоне отражают размещение молодых неполовозрелых особей. Вместе с тем, важно отметить, что отлов бурозубок живоловками дает

выборку преимущественно оседлых, а не мигрирующих особей (Щипанов и др., 2003).

У самцов расы Москва в период размножения средний размер участка равен $105,8 \pm 67,8$ м (диаметр зоны нормальной активности) (Shchipanov et al., 2005). Следовательно, ширина области взаимного проникновения рас ограничена всего несколькими участками самцов.

Отмеченные особенности гибридной зоны свидетельствуют о ее несомненном эффекте, изолирующем популяции хромосомных рас Москва и Западная Двина. На это указывает крайняя узость зоны совместного обитания бурозубок двух рас и, соответственно, небольшая величина гибридной популяции и снижение доли гибридов по сравнению с теоретически ожидаемой.

Поскольку мы не знаем исходных различий рас, мы можем только констатировать, что поток генов через межрасовые гибридные зоны не привел к полной нивелировке морфометрических особенностей рас в районе контакта их ареалов (см. главу 3).

Поэтому в тех случаях, когда не обнаруживается морфологических или молекулярных различий между кариологически хорошо дифференцированными расами, вероятнее предположить, что ко времени контакта эти расы не были дифференцированы (гипотеза «the common ancestry» Jadwiszczak et al., 2008), чем объяснять сходство соседних рас потоком генов через гибридные зоны.

Таблица 1. Промеры черепа и нижней челюсти ($M \pm m$, мм) выборки четырех хромосомных рас обыкновенной бурозубки из районов контакта их ареалов. Нижние строки в расе Москва – величина промера в выборке из окр. Москвы, в расе Западная Двина – в выборке из Великих Лук. Жирным петитом выделены максимальные значения для приведенных рас.

Промеры	Хромосомные расы							
	Москва		Селигер		Западная Двина		С.-Петербург	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Кондило-базальная Длина черепа (КБДЧ)	18,153±0,157	30	18,067±0,151	86	18,397±0,089	44	17,946±0,153	13
Длина нижней челюсти (РОРКЧ)	6,796±0,03950	33	6,796±0,07212	88	6,839±0,03533	49	6,737±0,04111	19
Наибольшая ширина черепа (НШЧ)	8,868±0,106	30	9,135±0,075	46	9,153±0,058	87	8,991±0,079	17
Высота нижней челюсти (ВНКЧ)	4,464±0,027	31	4,460±0,040	88	4,574±0,024	48	4,605±0,026	20
	4,629±0,025	19			4,584±0,025	17		
Высота венечного отростка (ВВО)	2,690±0,023	33	2,705±0,038	87	2,601±0,034	49	2,609±0,025	20
	2,675±0,026	19			2,628±0,030	17		
ВВО / ВНКЧ	60,2%		60,6%		56,8%		56,6%	
	57,7%				57,3%			
Высота постановки сочленовного отростка (СОУНЧ)	2,582±0,038	31	2,574±0,043	88	2,649±0,018	48	2,726±0,026	20
	2,653±0,032	19			2,717±0,027	17		
Ширина восходящей ветви нижней челюсти (РВКНЧ)	1,806±0,026	33	1,705±0,027	88	1,754±0,027	49	1,851±0,038	20
Ширина внутренней ямки височного мускула (ШВЯ)	1,143±0,018	33	1,063±0,025	88	1,088±0,019	49	1,084±0,016	20
Высота коронки M^3 (ВТКЗВЧ)	1,300±0,017	33	1,301±0,024	88	1,269±0,012	49	1,366±0,017	19
Высота коронки M^1 (ВПКЗВЧ)	1,314±0,031	33	1,313±0,029	88	1,246±0,012	49	1,313±0,018	19

Глава 5. Краниометрические особенности географически удаленных популяций обыкновенной бурозубки

5.1. Межпопуляционная изменчивость в хромосомных расах Москва и Западная Двина.

В связи с отмеченными различиями хромосомных рас Москва и Западная Двина в районе контакта их популяций (глава 3) мы оценили межпопуляционную изменчивость географически удаленных популяций этих рас.

В выборке расы Западная Двина из Великих Лук (50 км западнее зоны контакта с расой Москва) сохраняется тип изменчивости нижней челюсти, свойственный расам Западная Двина и С.-Петербург на Валдайской возвышенности. Для этой выборки также характерна 1) высокая нижняя челюсть, 2) низкий венечный отросток, 3) высокая постановка сочленовного отростка (по сравнению с расами Москва и Селигер) (табл. 1).

Напротив, в выборке расы Москва из окрестностей Москвы тип нижней челюсти иной, чем на Валдайской возвышенности и близок к Западной Двине и С.-Петербургу. Как и для последних для этой выборки характерна (1) высокая нижняя челюсть, (2) низкий венечный отросток, (3) высокая постановка сочленовного отростка (табл. 1)

Дендрограмма результатов кластерного анализа выборок трех хромосомных рас по 26 промерам из зоны контакта (Москва, Западная Двина и Селигер) с выборками на отдалении от зоны контакта (рис. 5) также показывает, что различия между географически удаленными популяциями одной расы могут превышать межрасовые различия.

Выборка расы Западная Двина из Великих Лук, которая по особенностям челюстного аппарата сохраняет тот же тип, что и в зоне контакта, по 26 промерам кластеризовалась вместе с расой Москва в зоне контакта. Наиболее удаленной оказалась выборка расы Селигер.

Вероятно в подобном способе кластеризации «все в одну кучу» слишком много случайного сходства и различий.

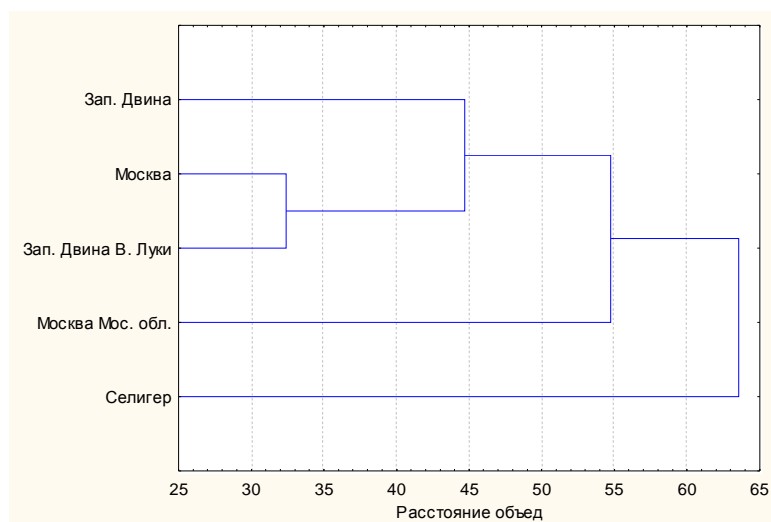


Рис. 5. Дендрограмма результатов кластерного анализа трех хромосомных рас по 26 промерам.

Краниометрические различия выборок некоторых широко распространенных хромосомных рас могут быть связаны не только с географической дистанцией, но и сохранением расы в позднем плейстоцене не в одном, а в нескольких рефугиумах.

5.2. Краниометрические особенности выборок из географически удаленных некоторых хромосомных рас обыкновенной бурозубки

В связи с отмеченными различиями челюстного аппарата хромосомных рас Валдайской возвышенности (глава 3) мы сравнили отдельные выборки разных хромосомных рас (Москва, Западная Двина, Селигер, С.-Петербург, Ягры, Серов, Лепель, Мантурово, Томск и Неруса).

Сравнение выборок четырех хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Москва, Западная Двина, Селигер и Санкт-Петербург) с использованием дискриминантного анализа показало, что раса Санкт-Петербург наиболее отделена от остальных трех рас. В этом анализе отделяется и раса Москва. Результаты канонического анализа приведены на рис. 6.

Использование однофакторного дисперсионного анализа ANOVA показало, что средние значения промеров отличаются только у выборки расы Томск. При сравнении тех же рас с использованием дискриминантного

анализа также было показано, что раса Томск наиболее четко отделена от других рас (рис. 7).

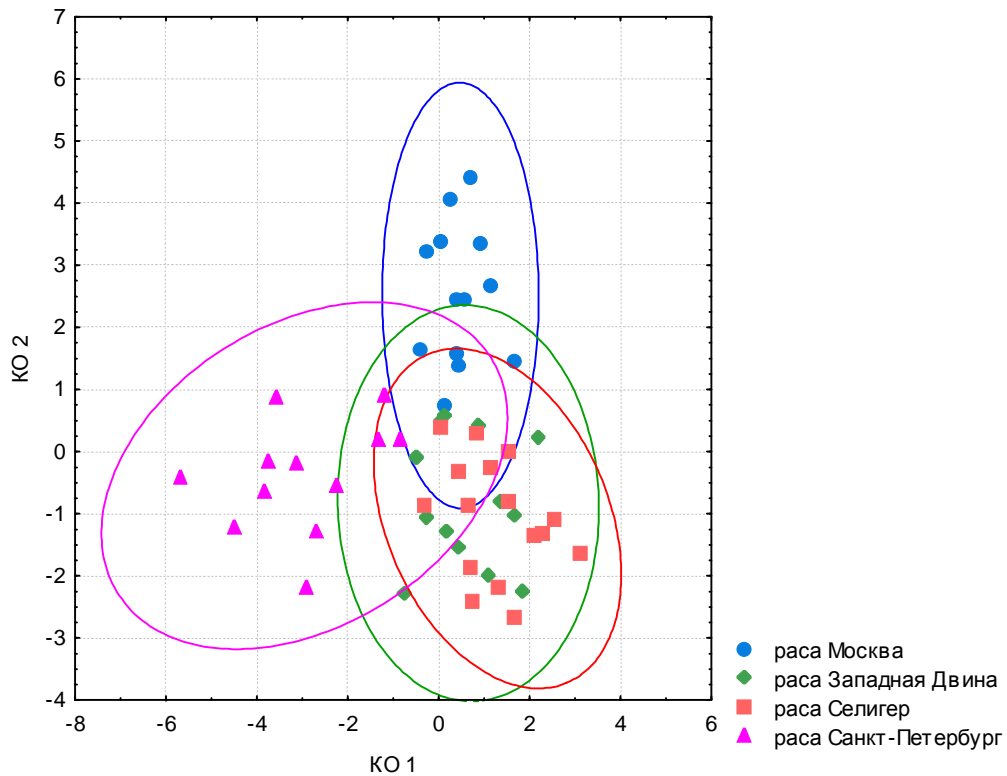


Рис. 6. Канонический анализ четырех хромосомных рас обыкновенной бурозубки по 26 абсолютным краниометрическим признакам.

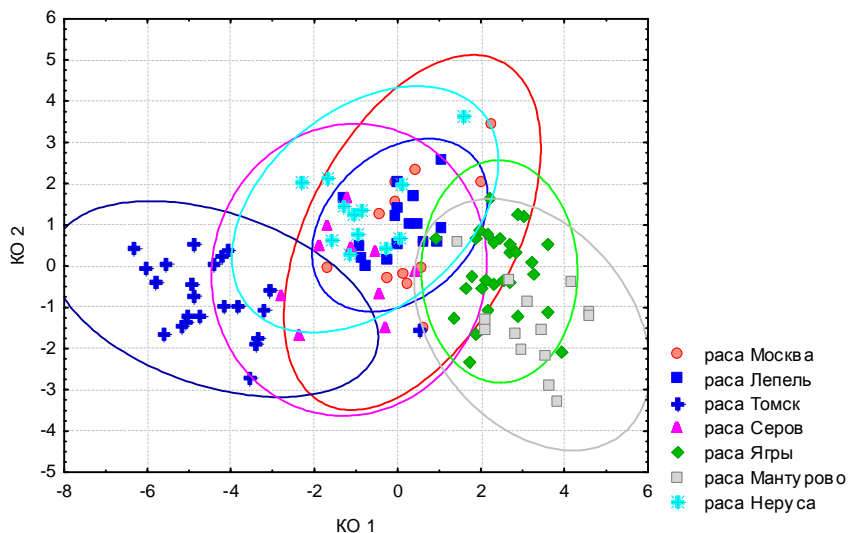


Рис. 7. Канонический анализ семи хромосомных рас.

Глава 6. Изменчивость морфометрических показателей челюстного аппарата хромосомных рас обыкновенной бурозубки и криптического вида - кавказской бурозубки.

6.1. Кавказская бурозубка – криптический вид в надвиде обыкновенной бурозубки.

В разделе обсуждаются таксономические особенности кавказской бурозубки, *Sorex satunini* Ogn. и нового подвида *S. s. tembotovi*, равнинной кавказской бурозубки.

6.2. Краниометрические особенности равнинных и горных популяций кавказской бурозубки.

В связи со сложностями диагностики обыкновенной и кавказской бурозубок мы считаем полезным провести исследование морфометрической изменчивости челюстного аппарата *S. s. tembotovi* с горными популяциями кавказской бурозубки и различными хромосомными расами обыкновенной бурозубки.

Различия равнинных и горных популяций кавказской бурозубки оказались сходны с различиям равнинных и горных популяций обыкновенной бурозубки. В горных популяциях кавказской бурозубки увеличиваются статистически достоверно общие размеры и промеры, характеризующие плечи (рычаги) сил сокращения челюстных аддукторов.

Аналогично, хромосомная раса Томск, распространенная в таежных низкогорьях Западной Сибири на высотах свыше 200 м над уровнем моря крупнее расы Новосибирск, распространенной в том же регионе в лесостепных биотопах на высотах ниже 200 м над уровнем моря (Polyakov et al., 2002). С продвижением в горы увеличиваются и размеры бурозубок расы Серов в Печоро-Илычском заповеднике (Щипанов и др., 2011).

Возможны разные объяснения изменений размеров бурозубок в популяциях на разной высоте, как результат отбора на оптимизацию терморегуляции (Щипанов и др., 2011) и отбора в связи с изменением спектра кормов.

С увеличением размеров черепа увеличивается область крепления височного мускула и его массы, основного челюстного аддуктора у бурозубок. Увеличение размеров кормовых объектов может создать давление

отбора, направленное либо на увеличение массы височного мускула, либо на увеличение плеч (рычагов) сил сокращения челюстных мускулов.

6.3. Морфометрические особенности челюстного аппарата хромосомных рас обыкновенной бурозубки и равнинной популяции кавказской бурозубки.

Сравнение выборки *S. s. tembotovi* с выборками трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Москва, Западная Двина и Селигер) с использованием дискриминантного анализа показало, что выборка *S. s. tembotovi* на 100% отличается от трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки. Результаты канонического анализа приведены на рис. 8.

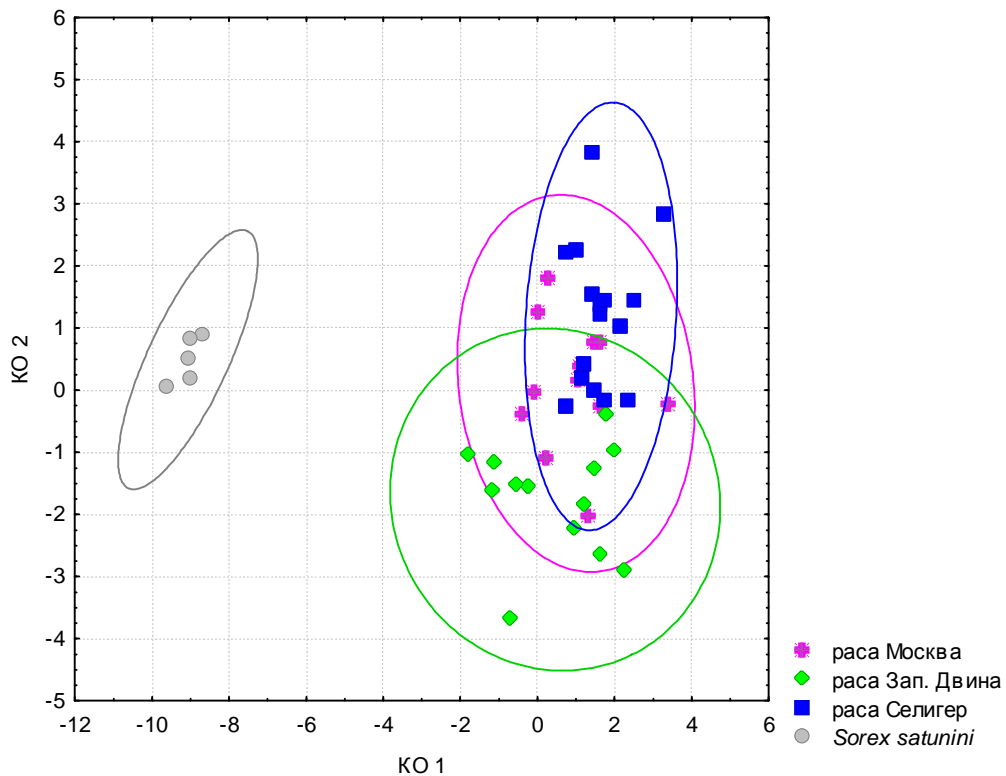


Рис. 8. Канонический анализ *S. s. tembotovi* и трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки по 26 абсолютным краниометрическим признакам.

Достоверные отличия между выборкой *S. s. tembotovi* и выборками четырех хромосомных рас (Москва, Западная Двина, Селигер и С.-Петербург) были получены по таким показателям, характеризующим развитие челюстного аппарата, как ширина восходящей ветви нижней

челюсти, высота сочленовного отростка, высота нижней челюсти и высота венечного отростка.

Судя по промерам челюстного аппарата сила сжатия челюстных аддукторов у кавказской бурозубки равнинного подвида должна быть меньше, чем у обыкновенной бурозубки. Зона контакта хромосомной расы Нерусса и *S. s. tembotovi* не установлена, но вероятна в междуречье Дона и Кубани (Орлов и др., 2010). В зоне контакта мелкая *S. s. tembotovi* вряд ли сможет конкурировать с более крупными бурозубками расы Нерусса.

В выборке кавказской бурозубки с равнины отмечено достоверное снижение морфологической изменчивости по сравнению с исследованными популяциями обыкновенной бурозубки, вероятно, связанное с ленточными полуизолированными поселениями этого вида по долинам небольших рек, впадающих в Азовское море (Орлов и др., 2010; Стахеев и др., 2010).

По нашим данным практически все промеры, характеризующие особенности челюстного аппарата, у кавказских бурозубок равнинной популяции достоверно меньше, чем у обыкновенной бурозубки, на уровне, значительно превышающем даже хорошо дифференцированные расы, такие как Томск. Различия равнинной популяции кавказской бурозубки и популяций обыкновенной бурозубки Русской равнины не менее значительны, чем ее отличия от близких видов, бурозубки Радде, (*Sorex raddei*), и тундровой, (*Sorex tundrensis*). В этой связи можно отметить, что в краниометрической изменчивости *S. s. tembotovi* не обнаруживается каких-либо следов прошлой или современной гибридизации с популяциями обыкновенной бурозубки.

Выводы

1. Показано, что по сходству плеч (рычагов) сил сокращения челюстных аддукторов бурозубки популяций четырех хромосомных рас в районе контакта ареалов на Валдайской возвышенности образуют две группы: Западная Двина – С.-Петербург (высокая нижняя челюсть и низкий венечный

отросток) и Москва – Селигер (низкая нижняя челюсть и высокий венечный отросток).

2. Цитогенетическое исследование бурозубок в гибридной зоне хромосомных рас Москва и Западная Двина показало, что ширина области взаимного проникновения особей этих рас не превышает 0,5 км, а доля гибридов (24,3%) в два раза ниже ожидаемой при свободном скрещивании.

3. Отмеченные морфометрические различия челюстного аппарата хромосомных рас в районе контакта их ареалов указывают на то, что ограниченная гибридизация не приводит к нивелировке морфометрических различий между расами.

4. Краниометрические различия географически удаленных популяций в пределах одной хромосомной расы могут перекрывать межрасовые различия в зоне контакта рас.

5. Обнаружена общая тенденция изменения в увеличении размеров равнинных и горных популяций обыкновенной и кавказской бурозубок.

6. В краниометрической изменчивости *S. s. tembotovi* не обнаруживается каких-либо следов прошлой или современной гибридизации с популяциями обыкновенной бурозубки. Промеры, характеризующие особенности челюстного аппарата кавказских бурозубок равнинной популяции (*S. s. tembotovi*) достоверно меньше, чем во всех исследованных выборках обыкновенной бурозубки и не менее значимы, чем отличия этой формы от таких видов, как *S. raddei* и *S. tundrensis*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Журналы из перечня изданий, рекомендованных ВАК:

- 1) Григорьева О.О., Шестак А.Г., Сычёва В.Б., Потапов С.Г., Борисов Ю.М., Орлов В.Н.. Изолирующий эффект узких гибридных зон хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Доклады академии наук. 2011. Т. 436, № 6, С. 830 – 833.

- 2) Григорьева О.О., **Сычёва В.Б.** Генетическая и морфологическая изменчивость частично изолированной популяции кавказской бурозубки, *Sorex satunini* (Mammalia) // Генетика. 2011. Т.47, № 9, С. 1271 – 1274.

Другие издания:

- 3) Орлов В.Н., Борисов Ю.М., Потапов С.Г., Балакирев А.Е., Андреева Т.А., Григорьева О.О., **Сычёва В.Б.** 2009. Фиксация замен в гаплотипах цитохрома b и направленное уменьшение числа групп сцеплений в популяциях *Sorex araneus* (Mammalia) // V съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. С. 258.
- 4) Ковалёва А.А., Борисов Ю.М., Ирхин С.Ю., Егорова О.А., Спрингер А.А., **Сычёва В.Б.**, Пентюхов А.Е., Каштальян А.Е., Ракитин С.Б., Чепранов М.И., Черепанова Е.В., Борисова З.З., Орлов В.Н. 2009. Новые свободные и ограниченные гибридные зоны хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) в России и Белоруссии // V съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. С. 165.
- 5) **Сычёва В.Б.** 2010. Морфометрические особенности челюстного аппарата трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) в зоне контакта ареалов // Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых». С. 333 – 336.
- 6) **Сычёва В.Б.** 2010. Морфометрические различия челюстного аппарата трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) в зоне контакта ареалов // Материалы конференции «Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация». С. 85.
- 7) **Sytcheva V.B.** 2010. Isolation of three chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (Mammalia) in the contact zone: morphometrical

differences of the maxillary device // Materials of the International Conference «Advances in the biology of shrews III». P. 63.

- 8) **В.Б. Сычёва.** 2011. Морфометрические особенности челюстного аппарата трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) в зоне контакта их ареалов на Валдайской возвышенности // Материалы совещания «Терофауна России и сопредельных территорий». С. 472.
- 9) **Sytcheva V.** 2011. Metrical traits of the lower jaw of three chromosome races *Sorex araneus* and *Sorex satunini* // Materials of the VI European Congress of Mammology. P. 25.