



ЦЕЛОСТНОСТЬ ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ИЗОЛИРУЮЩИЕ БАРЬЕРЫ
И ГИБРИДИЗАЦИЯ

МАТЕРИАЛЫ
КОНФЕРЕНЦИИ

12–17 мая 2010 г.
ПЕТЕРГОФ

Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация). Материалы конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 105 с.

Сборник включает материалы докладов участников конференции по проблемам целостности вида, изолирующих барьеров и гибридизации у млекопитающих (г. Петергоф 12-17 мая 2010 г.). На конференции рассматриваются такие вопросы как: проблема вида и видообразование у млекопитающих; изолирующие барьеры и зоны вторичного контакта у млекопитающих; гибридизация у млекопитающих и ее распространенность; методы выявления и описания гибридизации в природе.

Оргкомитет конференции:

Председатель: В.В. Рожнов (ИПЭЭ РАН)

Ученые секретари: А.В. Сморгачева (СПбГУ, БиНИИ), А.Л. Антонец (ИПЭЭ РАН)

Члены оргкомитета: А.В. Абрамов (ЗИН РАН), Н.И. Абрамсон (ЗИН РАН), А.А. Банникова (МГУ, Биофак), И.Ю. Баклушинская (ИБР РАН), Ф.Н. Голенищев (ЗИН РАН), А.С. Графодатский (ИЦИГ СО РАН), Е.Ю. Звычайная (ИПЭЭ РАН), И.В. Картавец (БПИ ДВО РАН), Е.В. Котенкова (ИПЭЭ РАН), Л.А. Лавренченко (ИПЭЭ РАН), А.А. Лисовский (ЗМ МГУ), И.Г. Мещерский (ИПЭЭ РАН), А.Д. Миронов (СПбГУ, БиНИИ), А.В. Суров (ИПЭЭ РАН), С.В. Титов (ППГУ), Н.Ю. Феоктистова (ИПЭЭ РАН); Н.А. Формозов (МГУ, Биофак), М.В. Холодова (ИПЭЭ РАН)

Конференция проведена при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (грант 10-04-06045г)
и программы ОБН РАН

СИМПАТРИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ГИБРИДИЗАЦИЯ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ БАРСУКОВ РОДА *MELES*

А.В.Абрамов^{1*}, А.Ю.Пузаченко²

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия,

² Институт географии РАН, Москва, Россия,

*a.abramov@mail.ru

Европейский барсук *Meles meles* распространен от Британских островов на восток до Волги, на Кавказе и в горах юга Средней Азии, азиатский барсук *M.leucurus* обитает в Европе к востоку от Волги, Урале, Казахстане и Средней Азии, южной Сибири, Монголии, Китае и Корее. Азиатский подвид *M.meles canescens* населяет Кавказ и Закавказье и горы восточной части Иранского нагорья. В Туркменистане *M.meles* распространен в Копетдаге, Большом Балхане и Кугитанге. *M.leucurus* отмечен в восточном Устюрте и низовьях Амударьи. Пустыни Каракум и Кызылкум разделяют ареалы *M.meles* и *M.leucurus* в центральном Туркменистане и западном Узбекистане. В европейской части России граница между видами идет по Нижней и Средней Волге, а зона симпатрии существует в центральных и восточных районах Кировской области и, вероятно, в северном Татарстане и южных районах Республики Марий-Эл. Современная граница между видами в Волжско-Уральском регионе установилась в позднем голоцене. В позднем голоцене в Южном Предуралье появились особи со смешанными признаками – возможно, гибриды (Гасилин, 2009). Другим районом возможной симпатрии является Самарская Лука. Наиболее обширная зона симпатрии расположена в горах Средней Азии.

В зонах симпатрии *M.meles* и *M.leucurus* могут образовывать гибридные формы. В коллекции ЗИН РАН имеется экземпляр из Жигулевского заповедника, который по результатам краниометрического анализа занимает промежуточное положение между *M.meles* и *M.leucurus*, и, предположительно, является гибридом. В Кировской области встречаются оба вида, причем, на большей части территории области (в западных, северных и северо-восточных районах) распространен европейский барсук. Азиатский барсук отмечен в междуречье Вятки и Чепцы, куда со стороны Удмуртии заходит клин ареала *M.leucurus*. В Зуевском районе отмечены оба вида: к северу от р. Чепца обитает *M.meles*, к югу, в основном – *M.leucurus*. В левобережной части бассейна Чепцы встречаются звери, обладающие смешанным набором морфологических признаков.

На юго-востоке Узбекистана два вида барсуков в значительной степени разделены биотопически. *M.meles* занимает горные биотопы, в то время как *M. leucurus* населяет равнинные полупустыни. В районах симпатрии в Западном Тянь-Шане были обнаружены экземпляры, которых по совокупности морфологических данных можно классифицировать как гибридные. Наиболее четко дифференциация между видами *M.meles* и *M.leucurus* наблюдается по кондילו-барабанной длине, длине слухового барабана, мастоидной ширине черепа, длине Pm^2 . В межвидовой дифференциации самцов существенную роль играет ширина M^1 , а у самок – кондилобазальная длина черепа и длина мозгового отдела черепа. Предполагаемые гибриды-самцы имели кондילו-барабанную длину, близкую к таковой у *M.meles canescens*, промежуточное значение длины слухового барабана, мастоидную ширину черепа как у *M.meles canescens*, промежуточные значения ширины M^1 и длины Pm^2 . Самки-гибриды характеризуются промежуточными значениями кондилобазальной длины черепа и длины мозгового отдела черепа. Кондילו-барабанная длина и длина барабана близки к промерам *M.meles canescens*, а ширина M^1 и длина Pm^2 имеют промежуточные значения. Гибридные экземпляры найдены в низкогорьях хр.Нуратау по южному побережью оз.Айдаркуль, в окр.Самарканда, на Пскемском и Ферганском хребтах.

Работа проведена в рамках проекта РФФИ 09-04-00073 и программы Президиума РАН «Биоразнообразие».

О НАХОДКАХ ГИБРИДНЫХ ОСОБЕЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

С.А. Альбов¹, А.А. Банникова², Е.Ю. Звычайная³, Л.А. Хляп³

¹ Приокско-Террасный гос.природный биосферный заповедник, Московская обл.,

² Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Москва

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
s-albov@yandex.ru

Пересмотр систематики млекопитающих, внедрение одних видов и исчезновение других требует постоянного внимания зоологов к составу локальных фаун. Работая на территории Приокско-Террасного заповедника, мы столкнулись с тем, что на начало XXI в. систематический статус некоторых видов оказался не ясным.

По современным представлениям обыкновенный *Erinaceus europaeus*, понтийский *E. concolor* и южный *E. roumanicus* ежи представляют собой самостоятельные виды. В заповеднике можно ожидать присутствия *E. europaeus* и *E. roumanicus*, но не всегда удается однозначно идентифицировать их видовую принадлежность. С 2007 по 2009 г. было отловлено 5 ежей. Они прижизненно были генотипированы методом прямого секвенирования митохондриального гена *cytb* и ядерного интрона 1 TTR. Все оказались гибридного происхождения. Два – потенциальные гибриды 1-го поколения: один – потомство + южного и > обыкновенного ежей, другой – + европейского и > южного. Остальные 3 ежа были гомозиготны по интрону TTR и определялись как *E. roumanicus*, но несли митотип *E. europaeus*, т.е. представляли собой отдаленных гибридов. Очевидно, что описанная Богдановым и др. (2009) гибридная зона европейского и южного ежей проходит и по территории заповедника.

На момент организации заповедника (1945 г.) косули на его территории не обитали. Их завозили дважды: в 1950 г. (2 пары) и 1954 г. (5 самцов и 3 самки). Кроме того, в охотхозяйства, расположенные вблизи границ заповедника, в 1958, 1960 и 1963 гг. было выпущено в общей сложности еще 17 косуль. В летописях заповедника и публикациях (Заблоцкая, 1961; Павлов, 1999) интродуцированных косуль называли сибирскими. В 1955-1956 гг. на территории заповедника держалось 4-15 косуль, но к декабрю 1959 г. их стало около 60 и такой уровень численности продержался до начала 70-х гг. В настоящее время косули заселяют всю территорию заповедника, преобладая среди оленьих. По результатам ЗМУ их численность находится на уровне 2-3 десятков особей.

В 2007 и 2008 гг. в заповеднике были найдены останки 3 самок косуль, задавленных хищниками. Промеры черепов двух из них, показали, что они с большой долей вероятности принадлежат европейской косуле *Capreolus capreolus*: длина верхнего ряда зубов 61 и 59, длина нижней челюсти 170 и 151, длина нижнего ряда зубов 65 и 59, длина диастемы нижней челюсти 52 и 43 мм. У одной из жертв сохранились задние ноги с яркой окраской шерсти в районе сигнальных желез, что также является морфологическим признаком европейской косули. Для двух косуль удалось получить нуклеотидные последовательности контрольного региона и гена *cytb* мтДНК. Молекулярно-генетический анализ показал близкое сходство этих фрагментов с соответствующими фрагментами мтДНК сибирской косули *C. pygargus*. Скорее всего, эти особи имеют гибридное происхождение. Можно предположить, что вслед за интродукцией сибирской косули произошло самостоятельное вселение на территорию заповедника косули европейской, что и обусловило зарегистрированный в 1959 г. всплеск численности и гибридизацию *C. capreolus* и *C. pygargus*.

Поддержано РФФИ (08-04-01224-а, 08-04-00029), программой ОБН РАН «Генофонды и динамика генофондов», Федеральной программой «научно- педагогические кадры инновационной России» (2009-1.1-141-063-021).

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ У ДВУХ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS* И *MUS SPICILEGUS*) И ИХ РОЛЬ В МЕЖВИДОВОЙ ИЗОЛЯЦИИ

А.В. Амбарян, Е.В. Котенкова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Половое поведение является конечным звеном в социальных взаимодействиях, ведущих к появлению потомства, поэтому его характеристики могут быть определяющими факторами формирования межвидовой изоляции. Объектами настоящего исследования были близкородственные виды домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* - *Mus musculus* и *Mus spicilegus*. Системы размножения и пространственная структура популяций у сравниваемых видов различны. У *Mus musculus* – это полигиния: доминантные самцы защищают территорию, на которой они размножаются, в то время как самки обитают в пределах территориального участка самцов. Система размножения и пространственная организация популяций *M. spicilegus* до конца не изучена. Недавние лабораторные исследования позволяют предполагать наличие у данного вида моногамной системы размножения (Gouat, Feron, 2005, Patris, Baudoin, 2000). Возможно, именно различия в системе размножения и пространственной структуре популяций определяют отличие паттерна полового поведения *Mus musculus* от такового у *M. spicilegus*. Различие паттернов полового поведения может быть одной из причин нарушения коммуникативного поведения между потенциальными половыми партнерами близкородственных видов: известно, что *Mus musculus* и *Mus spicilegus* симпатричны и симбиотопичны, но не скрещиваются между собой в природе, несмотря на то, что гибридизируют в лаборатории (Соколов и др., 1990; Лавренченко и др., 1994). Целями настоящего исследования были: 1) оценка особенностей поведения при спаривании конспецифичных половых партнеров *M. musculus* и *M. spicilegus* 2) оценка возможной обусловленности различий в поведении видоспецифическими особенностями в структуре социальных группировок сравниваемых видов. Для этого проводились 1.5 часовые кон - и гетероспецифичные ссаживания эстральных самок с самцами обоих видов. Ссаживания записывались на видеокамеру, после чего обрабатывались с помощью лицензионной компьютерной программы «The Observer Video Pro». Половое поведение у особей *M. musculus* было более вариабельным и меньше зависело от фазы физиологического цикла самки, в то время как у особей *M. spicilegus* оно было более стереотипным и с достоверно большей частотой завершалось эякуляцией. Показано, что длительность многих элементов нейтрального социально - ориентированного поведения при ссаживаниях самцов и самок *M. spicilegus* была достоверно больше таковой при конспецифичных ссаживаниях особей *M. musculus*, что может быть связано с более высоким уровнем меж - индивидуальных связей в размножающихся парах этого вида. У особей *M. musculus* в большей степени проявлялись ритуализованные формы поведения – мозаичные движения у самцов и ритуализованные формы агрессии у самок. По нашему мнению, более выраженная ритуализованность (дифференциация) поведения, предшествующего спариванию, у особей *M. musculus* (при сравнении с особями *M. spicilegus*) является эволюционно закрепленным результатом отсутствия длительных и устойчивых меж - индивидуальных связей между половыми партнерами этого вида. В этом случае ритуализация, вероятно, позволяет избегать прямой агрессии между особями со слабыми меж - индивидуальными связями. Выявленные различия в паттернах полового поведения могут быть важным звеном в механизмах межвидовой изоляции между близкородственными видами домашних мышей.

Благодарности. Поддержано «Фондом содействия отечественной науке».

“ГИБРИДИЗАЦИЯ” У ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ РОДА (SYLVAEMUS)

Н.В. Антонец ¹, Н.М. Окулова ²

¹ Днепроовско-Орельский природный заповедник (Днепропетровск, Украина),

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

antonez_48@mail.ru

Днепроовско-Орельский заповедник (с координатами 48°30' с.ш. и 34°45' в.д.) расположен на левобережье Днепра. Территория представляет собой комплекс коротко- (дубравы р. Протовча) и продолжительно поемных лесов (р. Днепр) с системой стариц-озер, лугов и болот (I – терраса) и псаммофитной степи (среднеднепровские арены) с насаждениями соны обыкновенной разного возраста (II – терраса). Уникальность данной точки состоит в том, что здесь симпатрично встречаются два вида-двойника лесных мышей: малая лесная и лесная (Антонец, 1998). Причем, малая лесная (доминант), населяющая пойму, вытеснила лесную мышь (Антонец, Окулова, 2008) на арены Днепра.

С 1991 по 2009 гг. в заповеднике проводили мониторинг мелких млекопитающих в основных биотопах на 15 постоянных учетных линиях по общепринятым методикам с использованием обыкновенных давилок Геро и специальных живоловушек системы Н.А. Щипанова (1999) согласно Договора о творческом научном сотрудничестве с ИПЭЭ им. А.Н. Северцова (1998-2003 и 2006-2011 гг.). Всего за 19 лет отработано 56320 л./сут. и отловлено 4005 особей микромаммалий. В живоловки, кроме других видов, добыто 2 особи малой лесной и 2 особи лесной мыши для проведения электрофореза аллозимных белков крови. Настоящими исследованиями (впервые для области) подтверждено наличие двух видов-двойников лесных мышей: лесной (*Sylvaemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) и малой лесной или уральской (*S. uralensis* Pallas, 1811). Вышеуказанные виды-двойники – это самостоятельные виды, которые отличаются по ряду диагностических ключей и признаков, а также особенностей экологии (Межжерин, Загороднюк, 1989; Загороднюк, 1993, 2002; Загороднюк, Федорченко, 1993; Межжерин, 1997; Антонец, 2001; 2009; Антонец, Окулова, 2003; 2004; 2008; Окулова, Антонец, 1999; 2000; 2002; 2007), в том числе и от вида-двойника, желтогорлой мыши (*S. tauricus* Pallas, 1811) и, главное, **не дают в природных условиях гибридов**. Однако, зоологи ДНУ (Булахов, Пахомов, 2006), не проводя идентификации на видовую принадлежность видов-двойников лесных мышей, не различают их и, утверждают, что лесная мышь отличается „...меншим затемнением кінців остьового волосся та рядом анатомічних ознак. **Утворює гібриди з жовтогорлою та уральською мишею**. На території області віддає перевагу байрачним і заплавному лісам, узліссям, штучним лісовим насадженням, лісосмугам, очеретяним заростям по берегах озер. Нори рідко. Сховища влаштовує в дуплах, розташованих у 10–70 см над землею, у трухлявих пнях, пустотах під корінням дерев...”, что не соответствует действительности. Лесная мышь (Межжерин, 1993; Антонец, 2001), в отличие от желтогорлой, роет глубокие норы (до 1 м) с характерными выбросами грунта (в песчаной степи). Она крупнее малой лесной мыши, имеет большую длину задней лапы и высоту уха, хвост 90-95% от длины тела, окрашена в более интенсивные охристые тона. Брюхо грязно-белое в отличие от чисто-белого, иногда с лимонным налетом разной интенсивности у уральской мыши, на груди часто развито узкое рыжее пятно. По данным С.В. Межжерина (1993) в степных районах *S. sylvaticus* достигает своих максимальных для территории Украины размеров. Наоборот, мышь желтогорлая – имеет наименьшие размеры, что затрудняет их дифференциацию. Желтогорлая мышь населяет пойменные дубравы, а лесная - песчаную степь (Антонец, Окулова, 2008; Антонец, 2009).

ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ: ВЗАИМОСВЯЗЬ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ

И.Ю. Баклушинская

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва
irina.bakl@gmail.com*

Современные данные по межвидовой гибридизации и выявлению роли горизонтального переноса в дестабилизации индивидуальных геномов и генофондов видов заставляют задуматься о механизмах поддержания генетической целостности видов. Одним из интересных объектов, имеющих непосредственное отношение к этой проблеме, являются хромосомы. Теория хромосомной наследственности была сформулирована Т. Морганом еще в 1915 г., признание роли хромосом в передаче генетической информации надолго закрепило за ними роль всего лишь упаковки. Результаты современных исследований убедительно показывают, что «форма имеет значение» как в отношении функционирования хромосом в интерфазном ядре, так и в отношении передачи наследственной генетической информации.

Исследования структуры ядра, благодаря которым были выявлены хромосомные территории, позволили установить взаимосвязь между положением хромосом и их функцией (Cremer et al., 2001; Parada & Misteli, 2002; Laat & Grosveld, 2003). Показано, что положение хромосом в ядре строго детерминировано, в интерфазном ядре хромосомы занимают определенные территории, взаимное расположение которых имеет значение для регуляции экспрессии генов. В ядре млекопитающих ближе к центру расположены богатые генами хромосомы или их участки, на периферии – более бедные (Mahy et al., 2002). Вследствие этого, реорганизация хромосомных территорий, изменение локализации хромосом могут вызвать изменения транскрипционной активности, оказать влияние на рекомбинацию, что, в свою очередь, обуславливает модификации фенотипа. Имеются данные о взаимозависимости межхромосомных ассоциаций, необходимых для транскрипционной активности, и транслокациями (Branco, Pombo, 2006).

Второй, не менее важный аспект – передача генетической информации, этот процесс определяется поведением хромосом в мейозе. Существуют механизмы, благодаря которым измененные хромосомы не передаются потомкам, например, пахитенный арест, ведущий к стерильности гибридов (Homolka et al., 2007). Но возможно и наследование перестроенных хромосом. Мейотический драйв является механизмом, обеспечивающим преимущественное наследование определенных хромосом (Pardo-Manuel de Villena, Sapienza 2001; Henikoff, Malik, 2002; Wu et al., 2005) и, в связи с этим, передачу не единичных генетических элементов, а сцепленное наследование (hitchhiking) (Chevin and Hospital, 2006), что в свою очередь ведет к дивергенции популяций (Org and Irving, 2005). Мейотический драйв объясняется асимметрией мейоза у самок млекопитающих, неслучайное распределение возможно и у самцов вследствие пространственной сегрегации родительских геномов (Mayer et al., 2000).

Современные данные свидетельствуют о том, что реорганизация генетического аппарата, которая происходит при перестройках хромосом, имеет значимые эволюционные последствия и может вести к формообразованию. Именно поэтому столь интересен сравнительный анализ разных групп с широкой хромосомной изменчивостью, таких как слепушонки, бурузубки, домовые мыши и др. Изменения генетических программ индивидуального развития также могут быть обусловлены изменениями регуляции экспрессии генов вследствие перестроек хромосом, закономерности таких процессов рассматриваются в рамках концепции эволюционной биологии развития (Wilkins, 2002).

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАЗНООБРАЗИЮ ПОЛЕВОК РОДА *CHIONOMYS* (RODENTIA, ARVICOLINAE)

А.А.Банникова¹, В.Г.Маликов², В.С. Лебедев¹, Ф.Н. Голенищев², А.М. Сижажева³,
М.М. Хуламханова³, Р.И. Дзуев³

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, hylomys@mail.ru;

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; ³Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х.М.Беребекова

На морфо-экологическом и сравнительно цитогенетическом уровне в пределах снеговых полевок рода *Chionomys* Miller, 1908 выделяются две группы видов – “*nivalis*” и “*gudroberti*”. К первой, помимо *Ch. nivalis* Martins, 1842 (альпика гор Европы, Ближнего Востока, Северо-Западного Кавказа, Закавказья, Малой Азии, Копетдага и Иранского нагорья), вероятно относится *Ch. layi* Zykov, 2004 (Иран, верхний пояс Центрального Загроста). Вторую группу образуют *Ch. gud* Satunin, 1909 (субальпика и альпика Северного и Центрального Кавказа, реликтовые участки ареала в Пятигорье, Закавказье и Малой Азии) и *Ch. roberti* Thomas, 1906 (наиболее увлажнённые станции лесной и субальпийской зоны Кавказа и Малой Азии, а также реликтовых участков ареала в Северной Осетии и Кабардино-Балкарии). Род представлен петрофильными формами, имеющими крайне мозаичный ареал и большое количество древних изолятов, которые, таким образом, могут служить модельными объектами для комплексного изучения процессов формо- и видообразования. Использование данных молекулярной генетики в комплексном таксономическом анализе позволяет сопоставлять прямые генеалогические отношения и систематическое положение изучаемых форм. На основе морфологического и молекулярно-генетического анализов нами получены новые данные о разнообразии и взаимоотношениях внутривидовых форм снеговых полевок, относящихся ко всем видам этой группы за исключением *Ch. layi*. Полученные результаты указывают на необходимость таксономической ревизии *Ch. gud lasistanius* Neuhauser, 1936 из Турции, *Ch. gud nenjukovi* Formozov, 1931 с Северо-Западного Кавказа. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 08-04-00029, 08-04-00754, 09-04-00851 и Программой Фундаментальных исследований Президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ГИБРИДИЗАЦИЯ ОБЫКНОВЕННЫХ ЕЖЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

А.А. Банникова¹, В.С. Лебедев², М.В. Рутовская³, Л.А. Хляп³, В.В. Рожнов³

¹Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

²Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

Видовая идентификация ежей *Erinaceus europaeus* (обыкновенный еж) и *E. roumanicus* (южный еж) по морфологическим признакам осложняется их значительной изменчивостью, которая имеет трансгрессивный характер. По этой причине многие экземпляры могут быть диагностированы только по комплексу краниологических и внешних параметров (Зайцев, 1982, 1984). С целью выяснения соотношения численности видов ежей рода *Erinaceus* Центральной России мы провели генетическую идентификацию более 50 особей, главным образом, из Московской области, но также из Тверской (3 экз.), Костромской (1 экз.), Калужской (3 экз.), Саратовской (1 экз.), Рязанской (2 экз.) и Тульской (1 экз.) областей методами прямого секвенирования последовательностей митохондриального гена *cytb*, ядерного интрона TTR1, ПЦР-TTR-типирования и фрагментного анализа (IS-PCR); для 38 особей получены последовательности обоих генов (*cytb* и TTR). Совпадение видового диагноза по генотипам обоих маркеров отмечено не более чем для 60% особей, причем предположительно «чистых» южных ежей почти в два раза больше, чем обыкновенных. Для более 40% всех генотипированных ежей диагноз по мтДНК разошелся с диагнозом по яДНК: 11 экз. – можно интерпретировать как отдаленные гибриды; 5 экз. – как потенциальные гибриды 1-го поколения от скрещивания + *E. europaeus* × > *E. roumanicus* за исключением единственного экз. из Приокско-Террасного заповедника (+ *E. roumanicus* × > *E. europaeus*). Поскольку из 11 отдаленных гибридов 9 также несут митохондриальный гаплотип *E. europaeus*, вероятно, можно сделать предварительное заключение о доминирующем направлении митохондриальной интрогрессии от обыкновенного ежа к южному. Задача дальнейших исследований состоит в более детальном анализе «чистых» популяций обоих видов и увеличении числа ядерных локусов. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 08-04-00029 и Программы Фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов».

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ *SOREX SATUNINI* OGNEV, 1922 КАК ВОЗМОЖНЫЙ РЕЗУЛЬТАТ ДРЕВНЕЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

А.А. Банникова¹, В.С. Лебедев²

¹ Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Москва
hylomys@mail.ru

² Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва
wslebedev@mail.ru

Современный ареал кавказской бурозубки *Sorex satunini* занимает Кавказ и прилегающие районы Малой Азии. Кавказская бурозубка принадлежит к группе видов *Sorex araneus*, однако по сравнению с обыкновенной бурозубкой и другими видами этой группы наименее изучена. Кариотипирование кавказских бурозубок с Северного Кавказа, из Закавказья (Козловский, 1973; Соколов, Темботов, 1989) и Турции (Macholán, 1996) не выявило очевидных различий между ними, а биохимический (Macholán, 1996) и молекулярно-генетический анализ (Fumagalli et al., 1999) ограничивается только популяциями из Турции. Т.о., статус популяций Северного Кавказа остается неясным, как и филогеографическая структура вида в целом. С целью изучения генетической структуры *S. satunini* Кавказа мы проанализировали полную последовательность митохондриального гена *cytb*, частичную последовательность экзона 11 BRCA1 и участка Y-хромосомы у землероек из популяций Дагестана, Кабардино-Балкарии, Адыгеи, Абхазии и Талыша. Ядерные последовательности показали монофилию кавказской бурозубки и ее большую близость к обыкновенной бурозубке относительно *S. tundrensis* и *S. daphaenodon*. Однако анализ мтДНК дал принципиально иной результат, выявив генетическую неоднородность популяций Северного и Центрального Кавказа, с одной стороны, и Закавказья и Турции – с другой. Оказалось, что вид *S. satunini* представлен двумя далекими митохондриальными линиями с уровнем дивергенции (p -дистанция=6.8%), соответствующим межвидовому. Более того, эти две линии не образуют монофилетическую группу, поскольку выборка из Дагестана, Кабардино-Балкарии, Адыгеи и Абхазии оказывается крайне близка к *S. araneus* (p -дистанция=2.2%), в то время как гаплотипы особей из Турции и Талышских гор формируют самостоятельную ветвь, отдаленную от обыкновенной бурозубки в той же степени, что *S. tundrensis* и *S. daphaenodon* (p -дистанция от *S. araneus* – 6.2 %). Высокое сходство мтДНК северо-кавказских и центрально-кавказских популяций *S. satunini* с мтДНК обыкновенной бурозубки может объясняться существованием в прошлом (предположительно в Микулинское время) генного потока между этими видами. Менее вероятен, но, тем не менее, возможен и другой сценарий, предполагающий древнюю интрогрессию между *S. satunini* из Восточного Закавказья (Лерик) и Турции и каким-то третьим, скорее всего, уже исчезнувшим видом. В таком случае, именно землеройки Северного и Центрального Кавказа несут чистый митохондриальный геном своего вида. Полученные данные оставляют пока больше вопросов, чем ответов. Наиболее неожиданный вывод из полученных результатов заключается в том, что между видами группы *S. araneus*, невзирая на высокую скорость кариотипической эволюции, может происходить генетический обмен. Объективное представление о направлении интрогрессии нуждается в детальном исследовании обширных выборок из южных участков ареала обыкновенной бурозубки, в т.ч., из зон возможного контакта с кавказской бурозубкой, а также в расширении выборки *S. satunini* из Центрального и Восточного Закавказья. Одно, однако, остается ясным: генетическая неоднородность вида *Sorex satunini* выходит за пределы обычной и высокой внутривидовой генетической изменчивости, даже при наличии существенных филогенетических разрывов. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 08-04-00029 и программы “Динамика генофондов”.

ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ФОРМИРОВАНИЕ ХРОМОСОМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У МЫШОВОК (RODENTIA, DIPODOIDEA, SICISTA) ГРУППЫ SUBTILIS

М.И. Баскевич¹, М. Л. Опарин¹, С.Ф. Сапельников²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

²Воронежский заповедник, н/о Графская
mbaskevich@mail.ru

Предпринята попытка изучить потенциальную роль факторов изоляции и процессов гибридизации в формировании вариабельности кариотипа у мышовок группы *subtilis*, объединяющей виды-двойники: степную, *Sicista subtilis* и темную, *S. severtzovi* мышовок (Соколов и др., 1986). Представлены собственные и обобщены известные из литературы данные по их хромосомной изменчивости. Собственный материал включал выборки *S. subtilis*, собранные в Правобережье Саратовской обл. (n=9), а также 11 особей *S. severtzovi*, добытых на трех изолированных участках Центрально-Черноземного заповедника (ЦЧЗ) (Стрелецкий, Баркаловка, Букреевы Бармы).

В исследованной выборке *S. subtilis* из Правобережья Саратовской обл. (n=9) выявлен полиморфизм по двум хромосомным перестройкам: тандемной транслокации (№ 4-10) (ТТ) и перичентрической инверсии (№ 6) (ПИ). Исходный 24-хромосомный кариотип был отмечен только у двух (NF=45, 46) среди кариотипированных особей, 22—хромосомный – также лишь у двух (NF=41, 42), остальные 5 экз. (большинство) оказались гетерозиготами по ТТ и имели 23-хромосомный кариотип (NF=43, n=4; NF=42, n=1). Гетерозиготы по ПИ (№6) также составили большинство (n=6) в изученной нами популяции. Анализ полученных для популяции *S. subtilis* из Саратовского Правобережья хромосомных данных свидетельствует об устойчивости структуры изученной популяции (отбор против гомозигот), а при сравнении с литературными и зоогеографическими результатами об ее возможном гибридном происхождении [предположительно, результат гибридизации между формой В (2n=22, 23; NF=41, 44 – северная часть Арчединско-Донских песков) и формой I (2n=24, NF=46 – южная часть Арчединско-Донских песков)] (Анискин и др., 2003).

Изученные нами выборки из двух изолированных участков ЦЧЗ (Стрелецкий, 2n=18, NF=28 – n=4; 2n=19, NF=29 – n=1; 2n=20, NF=30 – n=1) и Баркаловка (2n=19, NF=29 – n=1; 2n=20, NF=30 – n=1) оказались полиморфными по одной хромосомной перестройке, тандемной транслокации (ТТ). На Стрелецком участке преобладали гомозиготы по ТТ, в Баркалове эта перестройка выявлена только в гетерозиготном состоянии. В выборке из Букреевых Барм (2n=19, NF=29 – n=1; 2n=19, NF=28 – n=1; 2n=20, NF=29 – n=1) впервые для темной мышовки выявлен полиморфизм по двум структурным хромосомным перестройкам: ТТ и Робертсоновской транслокации (РТ). Возможно, популяция из Букреевых Барм имеет гибридное происхождение, являясь результатом гибридизации между ранее изолированными разнохромосомными популяциями, в каждой из которых произошла фиксация одной хромосомной перестройки.

Полученные результаты сопоставляются с общей картиной значительной кариологической дифференции у мышовок группы *subtilis* с акцентированием внимания на малых популяциях с Русской равнины. Предполагается, что причину фиксации хромосомных перестроек и высокий уровень гетерозиготности в малых популяциях этой группы грызунов следует искать в сложной, связанной с климатическими изменениями в плейстоцене и с хозяйственной деятельностью человека в голоцене, истории формирования их современного мозаичного ареала и его пульсациями в прошлом. По крайней мере, некоторые случаи происхождения внутривидовой хромосомной полиморфизма у мышовок группы *subtilis* могут быть, предположительно, объяснены гибридизацией разнохромосомных форм.

К ВОПРОСУ О ГИБРИДИЗАЦИИ 46-ХРОМОСОМНЫХ ФОРМ *MICROTUS ARVALIS* S. L. В ЦЕНТРАЛЬНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ

М.И. Баскевич¹, Н.М. Окулова¹, С.Г. Потапов¹, Т.А. Миронова¹, С.Ф. Сапельников²,
С. В. Егоров³, А.А. Власов⁴

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва

²Воронежский заповедник, п/о Графская

³Ивановская сельхозакадемия, Иваново

⁴Центрально-Черноземный заповедник, Курск

mbaskevich@mail.ru

В итоге 8-летних исследований по уточнению границ распространения двух 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* Pall.: «*obscurus*» (МАО, NF=72) и «*arvalis*» (МАО, NF=84) в Центральном Черноземье, были кариотипически изучены 268 полевков, что позволило значительно сблизить границы на протяжении около 430 км (Баскевич и др., 2005; 2009; Окулова и др., 2010). Эти работы легли в основу в поиске потенциальной гибридной зоны между этими кариоморфами на территории Центрального Черноземья, подобно таковой, выявленной во Владимирской обл. (Golenishev et al., 2001; Лавренченко и др., 2009).

В 2009 г. мы обнаружили 2 гибридные популяции 46-хромосомных обыкновенных полевков: в Усманском р-не Липецкой (n=10) и Мантуровском р-не Курской (n=9) областей.

По хромосомным данным в изученной нами гибридной популяции из Усманского р-на Липецкой обл. (Излегоще 4) наблюдалось преобладание одной из родительских форм: МАО (80%), дефицит другой, МАО (10%) и рекомбинантов (=бэкросс 18/16), несущих черты МАО (10%) при отсутствии гибридов F1. Полученные результаты указывают на нестабильность генетической структуры изученной гибридной популяции, ее неустойчивость к поглотительным процессам, направленным в сторону МАО и возможный отбор против гибридов F1.

В Мантуровском р-не Курской обл. (Букреевы Бармы) нами выявлена еще одна локальная гибридная зона между 46-хромосомными формами *M. arvalis* s. l., структура которой указывает как на современную гибридизацию между МАО и МАО, так и на следы былой интрогрессии их геномов. Среди 5-ти кариотипированных особей 2 экз. были отнесены к МАО, а 3 оказались бэкроссами (=рекомбинантами: 18/16, 18/16 и 16/18), полученными в результате возвратного скрещивания на МАО. Гибридов F1 и представителей родительской формы с хромосомными характеристиками МАО мы не обнаружили, но возможно их присутствие среди 4-х некаротипированных особей, определенных и по ядерному-, p53 и митохондриальному (mтх), *cytb* маркерам как МАО (n=2). Выявлена несогласованность в результатах определения особей по различным маркерам. Так, применение ядерного (p53) маркера обнаружило в изученной выборке 5 экз. МАО и 4 особи МАО, тогда как mтх геном (*cytb*) МАО отмечен у их подавляющего большинства (n=7). Бэкроссы (n=3) в зависимости от особенностей кариотипа определены по ядерным (p53) маркерам как МАО (18/16, n=2) или как МАО (16/18, n=1). Совпадение результатов определения по трем маркерам наблюдалось только для одного экз. МАО, тогда как у второй особи, отнесенной по хромосомным и ядерным маркерам к МАО, выявлен mтх геном (*cytb*) МАО. Подобное несоответствие различий особей по хромосомным и геномным маркерам является одной из характерных черт гибридной зоны. Полученные хромосомные результаты указывают на неустойчивость гибридной популяции к поглотительным процессам, направленным в сторону МАО, а молекулярные – на асимметричную интрогрессию mтх ДНК в сторону МАО. Также следует отметить, что регистрация у 4-х среди изученных 9-ти особей разных комбинаций маркеров ядерной и митохондриальной ДНК, позволяет не только подтвердить их гибридное происхождение, но может служить свидетельством неоднократного заселения данной гибридной зоны из различных рефугиумов.

РОЛЬ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КАК РЕПРОДУКТИВНЫХ БАРЬЕРОВ У ПОЛЕВОК ПОДРОДА *TERRICOLA* (RODENTIA, ARVICOLINAE) ФАУНЫ РОССИИ

М.И. Баскевич

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
mbaskevich@mail.ru

В фауне России признают 3 вида и 5 кариоморф *Terricola*: *T. majori* ($2n=54$, $NF=60$), *T. daghestanicus* ($2n=54$, 52 , $NF=58$) и *T. subterraneus* ($2n=52$, 54 , $NF=60$) (Павлинов, 2003; и др.).

С целью оценки роли хромосомных особенностей как репродуктивных барьеров у кустарниковых полевых мы провели сравнительный анализ кариотипов трех видов полевых *Terricola* фауны России: сосуществующих на Кавказе видов-двойников *T. majori* и *T. daghestanicus* и широко распространенного в Европе, и в.ч. на Русской равнине *T. subterraneus*. Всего нами было кариотипировано 61 экз. анонимных представителей *Terricola*, собранных в 11-ти пунктах Северного Кавказа от Карачаево-Черкессии до Северной Осетии и 3 экз. *T. subterraneus* из ВГЗ ($n=1$) и Брянской обл. ($n=2$).

В изученной нами анонимной выборке с Кавказа были выявлены только две кариоморфы: $2n=54$, $NF=60$ ($n=9$) и $2n=54$, $NF=58$ ($n=52$), относящиеся соответственно к *T. majori* и *T. daghestanicus*. В их распространении нами подтверждена симпатрия, а в трех случаях (окр. сс. Гузерипль, Верхний Архыз, долина р. Кизгич) обнаружена симбиотопия при отсутствии гибридов в зоне контакта. Полученные нами результаты согласуются с литературными данными по отсутствию в природе гибридизации между сосуществующими в Кавказском регионе видами-двойниками *T. majori* и *T. daghestanicus* (Хатухов и др., 1978). Экспериментальная гибридизация между этими видами выявила полную стерильность гибридных самцов и самок (Мамбетов, Дзюев, 1988), за единственным исключением, когда от гибридной самки F1 при возвратном скрещивании на самца *T. daghestanicus* удалось получить потомство. При этом у самца возвратного гибрида в ряде сперматоцитов были выявлены многочисленные нарушения в мейозе (частичный асинопсис в некоторых бивалентах, аномальный контакт полового пузырька с бивалентами, перекручивания боковых элементов и др.) (Мальгин и др., 2001). При сопоставлении G-окрашенных митотических хромосом у экз. видов-двойников из зоны их контакта (окрестности пос. Верхний Архыз) нами показано, что их кариотипы различаются двумя перестройками типа изменения положения центромеры в двух первых парах аутосом, представленных двуплечими элементами у *T. majori* и акроцентриками у *T. daghestanicus*, перичентрической инверсией в 26-й паре аутосом и парацентрической инверсией X-хромосомы, находящей отражение и в характере C-окраски этой гетерохромосомы. При C-окрашивании хромосом также были выявлены межвидовые отличия в количестве и особенностях локализации аутосомального гетерохроматина. Найденные нами хромосомные различия между сосуществующими видами-двойниками *T. majori* и *T. daghestanicus* могут рассматриваться как посткопуляционные (постзиготические) изолирующие механизмы, поддерживающие их видовую обособленность в зоне контакта.

В исследованном нами материале по *T. subterraneus* были выявлены две кариоморфы: 52- (ВГЗ) и 54-хромосомная (Брянская обл.). Различия их кариотипов сводятся к одной Робертсоновской транслокации (РТ), недостаточной для репродуктивной изоляции этих географически замещающих форм. Экспериментальная гибридизация 52- и 54-хромосомных подземных полевых также не выявила изолирующего эффекта РТ, по которой различаются их кариотипы (Meulan, 1970, 1972).

Полученные результаты указывают на больший изолирующий эффект перичентрических и парацентрических инверсий у *Terricola* по сравнению с РТ.

ИММУНО-ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЙ И ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СПАРИВАНИЯ И РЕКОМБИНАЦИИ ПОЛОВЫХ ХРОМОСОМ В МЕЙОЗЕ У САМЦОВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОЛЕВОК ПОДСЕМЕЙСТВА ARVICOLINAE

Е.А.Башева¹, П.М. Бородин^{1,2}, Ф.Н.Голенищев³, А.А. Торгашева¹

¹Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: borodin@bionet.nsc.ru, ²Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия, ³Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Как известно в процессе мейоза у самцов большинства видов млекопитающих X и Y хромосомы спариваются и рекомбинируют («синаптические» хромосомы). Однако в редких случаях (у всех изученных сумчатых и некоторых видов грызунов) половые хромосомы не спариваются и соответственно и не рекомбинируют («асинаптические»). Такие «асинаптические» хромосомы были обнаружены у ряда видов в пределах трибы серых полевков *Microtini*. Целью данной работы был сравнительный анализ спаривания и рекомбинации половых хромосом в мейозе у самцов некоторых представителей полевков подсемейства *Arvicolinae*: *Microtus arvalis* (кариоформы «arvalis» и «obscurus»), *M. rossiaemeridionalis*, *M. tujanensis*, *M. maximowiczii*, *M. gregalis*, *M. fortis*, *Lasiopodomys brandti* и *Eolagurus luteus*. Исследование было проведено на цитологических препаратах с использованием электронной и флуоресцентной микроскопии. Исследованные виды различались по характеру спаривания половых хромосом в мейозе. У *M. tujanensis*, *M. maximowiczii*, *M. fortis*, *Lasiopodomys brandti* и *Eolagurus luteus* X и Y хромосомы синаптировали и рекомбинировали в коротком псевдоаутосомном районе. У *M. rossiaemeridionalis*, *M. arvalis*, *M. gregalis*, половые хромосомы сближались на стадии зиготены, совместно перемещались на периферию, образуя половое тельце, но не вступали, ни в синапсис, ни в рекомбинацию. Обнаружение синапсиса половых хромосом у *M. tujanensis*, *M. maximowiczii*, *M. fortis*, *Lasiopodomys brandti* и *Eolagurus luteus* можно было бы рассматривать как подтверждение высказанной нами ранее гипотезы о том, что нормальный синапсис сохранился у полевков азиатской филогенетической линии и был утрачен у общего предка всех остальных представителей серых полевков трибы *Microtini*. Однако, обнаружение асинапсиса у *M. gregalis* ставит эту гипотезу под сомнение. Большинство специалистов полагает, что данный вид занимает базальное положение в роде *Microtus*. Это заставляет нас отказаться от гипотезы об однократном, монофилетическом возникновении асинапсиса половых хромосом у «асинаптических» видов трибы *Microtini*. По-видимому, механизм нерекомбинационного сближения и ахиазматического расхождения X и Y хромосом возник у общего предка всех полевков этой трибы, что создало предпосылки для дальнейшей утраты синапсиса половых хромосом в разных филогенетических линиях серых полевков трибы *Microtini*. При этом в пределах самих филогенетических линий, на уровне родов или подродов, полевки характеризуются либо синаптическим, либо асинаптическим типом поведения половых хромосом в мейозе самцов.

Работа частично поддержана грантом РФФИ 08-04-00754-а, 09-04-00851-а и программой «Биоразнообразие».

ВТОРИЧНОЕ СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ КАК ВИДОВОЙ ПРИЗНАК У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С.В. Бекетов,¹ А.П. Легкобит,¹ М.П. Бекетова²

¹ НИИ пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева РАСХН, Московская обл.,
п. Родники, Россия

²ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии РАСХН, Москва, Россия
serkhan@front.ru

Современное объяснение механизма определения пола у млекопитающих базируется на хромосомной теории наследственности, в частности, на вероятности комбинации половых X- и Y-хромосом при оплодотворении.

Согласно Фишеру, если энергетические затраты всех родителей в конкретной популяции на воспроизводство потомства одинаковы и не зависят от пола потомков, а гибель потомков разного пола от зачатия до окончания периода родительской заботы равновероятна, соотношение полов 1:1 будет эволюционно устойчивым (Fisher, 1930).

Однако в действительности эти условия могут нарушаться. Во-первых, известно, что у некоторых млекопитающих существуют генетические механизмы (абберантная система определения пола и мейотический драйв), обеспечивающие первично неравное соотношение полов, во-вторых, теоретически весьма вероятно как избирательность яйцеклеток к X-, Y-сперматозоидам, так и разная способность этих сперматозоидов к оплодотворению. Также возможна и разная частота имплантации XX и XY-зигот.

В динамике половой структуры популяции, наряду с первичным, важное значение имеет вторичное (при рождении) соотношение полов (Большаков, Кубанцев, 1984). В нашей работе был проведен статистический анализ вторичного соотношения полов в промышленной популяции голубого песца (*Alopex lagopus* L.) вуалевой породы. Исследование выполнено на материалах Пушкинского зверохозяйства (Московская обл.) по данным журналов «Отбраковки молодняка» за пятилетний период. Общая доля рожденных самцов песца составила 55,1% ($p < 0,001$). В результате семейного анализа по признаку «вторичное соотношение полов», удалось выявить группу самцов, в потомстве которых с частотой 62,1% с достоверным отклонением от соотношения 1:1 рождались потомки мужского пола, в отличие от остальных производителей основного стада, где доля сыновей составила 53,9% (Бекетов, Каштанов, 2005). Некоторое объяснение подобных отклонений было получено в работе Чэндлера с соавторами. Согласно его данным процент сперматозоидов, несущих Y-хромосому, в зависимости от линии отца колебался от 16,1 до 72,3% у быков и от 7,8 до 94,7% у хряков (Chandler et al., 1998). Весьма вероятно, что для песца, избыточная доля самцов служит определенной гарантией вовлечения в размножение максимального числа взрослых самок, чем обеспечивается поддержание численности популяций на достаточно стабильном уровне. Совсем иной механизм регулирования соотношения полов наблюдался у американской норки (*Mustela vison* Schr.). В Пушкинском зверохозяйстве доля самцов при рождении составила у нее 49,2%. При этом у молодых однолетних матерей с достоверным отклонением от соотношения 1:1 преимущественно рождались самки (частота рождения самцов – 47,8%), а у взрослых матерей (возраст – 2 и 3 года) – самцы (соответственно 53,4% и 53,8%) (Бекетов, Каштанов, 2009). По мнению В.А. Геодакяна, соотношение полов при рождении есть переменный параметр, который зависит от действия многих факторов среды и для каждой популяции на данном отрезке филогенеза устанавливается свой оптимум соотношения полов (Геодакян и др., 1967). Тем не менее, неравное число самцов и самок во вторичном соотношении полов трактуется также как видовая особенность, закрепленная генетически естественным отбором, в соответствии с биологической ценностью каждого пола для данного вида. (Смит, 1981; Пианка, 1981).

**ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВА МЕСТООБИТАНИЙ
ЛЕСНОЙ *MARTES MARTES* L, 1758 И КАМЕННОЙ *MARTES FOINA* (ERXLEBEN,
1777) КУНИЦАМИ В ЗОНЕ ПЕРЕКРЫВАНИЯ ИХ АРЕАЛОВ В СЕВЕРНОЙ
ЧАСТИ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

А.В. Беляченко, А.О. Филиппечев

*Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, Саратов, Россия
veliger59@mail.ru*

Распространение каменной куницы под воздействием как природных, так и антропогенных факторов в последние десятилетия постоянно расширялось, охватывая все новые регионы. В Нижнем Поволжье хищник впервые появился в 1970-х гг. в результате расселения в восточном и юго-восточном направлениях из центральной России (Ильин и др., 1996). В результате на обширных территориях стало возможным совместное обитание каменной и лесной куниц в одних и тех же стациях.

В долинах рек в западных частях Саратовской и Волгоградской областей лесная куница предпочитает держаться в пойменных осокорниках и дубравах, а каменная обитает по надпойменным террасам, где ее участки расположены среди колков берез и дубов по понижениям мезорельефа, в посадках сосны и лиственницы, по окраинам населенных пунктов. По водоразделам оба хищника предпочитают держаться в многоярусных зрелых лесополосах. На юго-восточных склонах Волго-Донского водораздела каменная куница сплошных массивов густого леса избегает, обитает в залесенных балках, нередко выходя по ним в агроценозы. Лесная куница связана с широколиственными и хвойными лесами, где обитает на чашобных и захламленных участках. По правому берегу Волги, в правобережных оврагах Приволжских венцов, обнажающих твердые меловые отложения или палеогеновые песчаники, каменная куница легко находит круглогодичные убежища, а охотиться выходит на степные участки, окраины овражно-балочных лесов, лесопосадки или берег Волги у самой кромки воды. В регионе её численность в этих местообитаниях максимальна. Лесная куница заселяет байрачные леса, выходящие по оврагам к Волге.

На островах верхней зоны Волгоградского водохранилища каменная куница обитает по разреженным дубравам, в кустарниках на суходольных лугах; зимой часто добывает ночующих птиц в зарослях рогаза и тростника, держится у турбаз и лодочных стоянок. Численность лесной куницы на островах достаточно высока, она заселяет пойменные дубравы и осокорники центральной поймы. На большей части саратовского Заволжья каменная куница обитает в лесополосах, ее численность повышается в самой крупной гослесополосе (Чапаевск-Николаевск), заложенной в конце 1950-х гг. Здесь размещение хищника неравномерное: на юге области гослесополосу заселяет каменная куница, затем, примерно на широте г. Ершова, хищник исчезает. Далее к северу, у р. Б. Иргиз, в гослесополосе обитает лесная куница, а каменной нет. На границе с Самарской областью, по Каменному Сырту, в лесополосе обитает лесная куница, каменная же занимает небольшие дубовые или осиново-вые колки по крупным оврагам, лишь изредка охотясь в лесополосе. Такая закономерность сохраняется и в долине р. Чагра Самарской области: в небольших лесках по оврагам, пересекающих долину, встречается как лесная, так и каменная куница; соотношение видов составляет примерно 3:1. По левому берегу Волги в лесополосах (Ровенский район) обитает каменная куница, однако ее распределение очень неравномерное: охотничьи участки, занимающие от нескольких сот метров до 3.5 км лесополосы, чередуются с незаселенными отрезками, достигающими иногда десятков километров.

Пространственное разобщение двух близких видов в отдельных стациях дополняется также существенным разделением их питания и иногда несовпадением пиков суточной активности.

ГИБРИДИЗАЦИЯ ХРОСОМНЫХ ФОРМ / РАС МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ *SYLVAEMUS URALENSIS* В ПРИРОДЕ

А.С. Богданов¹, В.В. Стахеев²

¹ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия
bogdalst@yahoo.com

² Институт аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону, Россия

Ранее, по комплексу генетических признаков, были выделены две расы малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis*, названные азиатской и европейской, а в составе последней – две близкие хромосомные формы: восточно-европейская и южно-европейская (Богданов, 2001, 2004; Богданов и др., 2004, 2007, 2009; Богданов, Розанов, 2005; Челомина и др., 2007). Восточно-европейская хромосомная форма населяет Центрально-Чернозёмный и Нечернозёмный регионы России, Крымский полуостров, Среднее Поволжье, Средний и Южный Урал, Зауралье и южные территории Западной Сибири до р. Иртыш; крайний юго-восточный пункт её находки – окрестности станции Амре в Таврическом районе Омской области. Распространение южно-европейской хромосомной формы охватывает Кавказ, Закавказье, Карпаты и Балканский полуостров. Азиатская раса описана по материалу из восточных областей Казахстана, из Узбекистана и Восточного Туркменистана (хребет Кугитанг); крайний северо-западный пункт её находки – окрестности пос. Розовка Павлодарской области.

По итогам inter-MIR-PCR анализа было высказано предположение о непродолжительном контакте в период климатического оптимума голоцена южно-европейской хромосомной формы и азиатской расы, впоследствии разобщённых пустынями (Богданов и др., 2007). Современная гибридная восточно-европейской и южно-европейской хромосомных форм, а также восточно-европейской хромосомной формы и азиатской расы, считалась высоко вероятной, но до сих пор не была установлена.

В кариотипах 10 малых лесных мышей из окрестностей станции Талапкер в Нововаршавском районе Омской области (примерно в 70 км к юго-востоку от станции Амре, на левобережье Иртыша) нами было выявлено от 3 до 8 хромосом с крупными прицентромерными С-блоками. Так как у восточно-европейской хромосомной формы имеется не менее 28 хромосом с крупными прицентромерными С-сегментами, а азиатской расе последние не свойственны, особи из окрестностей станции Талапкер диагностированы как отдалённые гибриды, более сходные с азиатской расой. Гибридное происхождение данной популяции подтвердилось при анализе нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром оксидазы COI: малые лесные мыши из окрестностей станции Талапкер распределились на дендрограмме в два отчётливо обособленных кластера, соответствующих европейской и азиатской расам.

Посредством С-окрашивания хромосом установлено, что восточно-европейская хромосомная форма в европейской части России распространена к югу до правобережья рек Дон и Маныч. В кариотипах трёх малых лесных мышей, отловленных на левобережье р. Маныч, в окрестностях г. Сальск, отмечено промежуточное количество хромосом с крупными прицентромерными С-блоками (20–26) в сравнении с восточно-европейской и южно-европейской хромосомными формами (у последней крупные прицентромерные С-сегменты регулярно выявляются лишь у 7–9 самых крупных пар хромосом). Высоко вероятно, что выборка из-под Сальска является гибридной, а Дон и Маныч, препятствуя распространению к северу южно-европейской хромосомной формы, ограничивают гибридную зону.

По-видимому, территориальному сближению и гибридной хромосомных форм европейской расы, а также восточно-европейской хромосомной формы и азиатской расы, прежде изолированных друг от друга степями, способствовали развитие путей сообщения, мелиорация и создание сети лесополос.

ГИБРИДНАЯ ФОРМА СИБИРСКОЙ КОСУЛИ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Г.Г. Боескоров¹, А.В. Аргунов²

¹Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, Россия
gboeskorov@mail.ru

²Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия
argal2@yandex.ru

В Центральной Якутии обитает самая северная популяция сибирской косули в Азии, современный ареал которой образовался в этом регионе в течение XX столетия в результате естественного расселения вида из более южных районов ареала. В начале столетия сибирская косуля освоила южные районы Якутии – бассейны рек Алдан и Олекма. Образовавшиеся в этих районах два южноякутских очага обитания косули, по-видимому, имели различное происхождение, сформировавшиеся из двух разобщенных направлений – юго-восточного и юго-западного. В Юго-Восточную Якутию в бассейн р. Алдан косули, очевидно, проникали из бассейна р. Амур (ареал тянь-шаньского подвида), а в Юго-Западную Якутию – из бассейнов верхних течений рек Лена и Олекма (ареал сибирского подвида). Центральная якутская популяция вида сформировалась в результате расширения ареала и слияния двух указанных южноякутских популяций косули к северу в 1950–60-х гг. (Егоров, 1965). По материалам О.В. Егорова (1965) в 1960-х гг. морфометрические признаки сибирской косули из Центральной Якутии соответствовали диагнозу сибирского подвида. Однако позднее появилась иная точка зрения, свидетельствующая о смешанном происхождении центральной якутской косули между сибирским и тянь-шаньским подвидами (Боескоров, Данилкин, 1998).

Для выяснения таксономического статуса косули Центральной Якутии нами проведен морфометрический анализ 36 взрослых особей (19 самцов и 17 самок), 51 черепа и 33 пар рогов. Также исследованы кариотипы двух особей косули – самца и самки.

Результаты наших работ показали, что самцы центральной якутской косули по ряду морфометрических признаков сходны с самцами сибирского подвида (*Capreolus pygargus*), а по длине тела ближе к таковым тянь-шаньского подвида (*C. p. tianschanicus*). Самки же из этого региона по размерам и массе тела, а также высоте ушей статистически достоверно превосходят тянь-шаньскую косулю. По максимальной, скуловой и межглазничной ширине черепа самцы Центральной Якутии более сходны с самцами *C. p. pygargus*. По длине носовых костей, ширине мозговой капсулы, длине нижнего ряда зубов они ближе к *C. p. tianschanicus*. По кондило-базальной длине, длине лицевой части и нижней челюсти, обследованные нами самцы статистически значимо ($P > 0,99$) отличаются от обоих сравниваемых подвидов. Самки по кондило-базальной длине черепа и длине нижней челюсти занимают промежуточное положение, а по большинству других промеров они сопоставимы с *C. p. tianschanicus* и статистически достоверно меньше самок *C. p. pygargus*. Рога центральной якутской косули отличаются небольшими размерами, сходными с минимальными размерами рогов у *C. p. tianschanicus*. По окраске тела косули из Центральной Якутии близки к *C. p. pygargus*.

По большинству морфометрических признаков косуля Центральной Якутии занимает промежуточное положение между сибирским и тянь-шаньским подвидами. Это может быть обусловлено их совместным расселением в Якутию, происходившим с юго-западного и юго-восточного направлений. По многим краниометрическим показателям центральная якутская косуля сходна с косулей Алтая, которая обитает в зоне наложения ареалов рассматриваемых подвидов (Боескоров, Данилкин, 1998). Количество дополнительных хромосом у центральной якутской косули (от 2 до 7) также указывает на ее смешанное происхождение (см. Графодатский и др., 1990).

ПРОБЛЕМА ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ В ТРУДАХ АКАДЕМИКА С.С. ШВАРЦА

В.Н. Большаков

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru*

Более 30 лет назад академик С.С. Шварц (1919–1976 гг.) выдвинул и обосновал ряд принципиальных положений, развивающих теорию вида и видообразования, не потерявших значение и в настоящее время. Основные из них следующие: наряду с тремя общепризнанными критериями вида необходимо использовать и четвертый – экологический. Любой вид животного экологически специфичен, всегда приспособлен к определенным условиям среды. Приспособленность специализированного вида всегда выше

Приспособленности любой специализированной внутривидовой формы. Это закон - из этого правила нет ни одного исключения.

Процесс видообразования следует рассматривать как процесс наиболее совершенного приспособления к специфическим условиям среды как процесс экологический. С.С. Шварц предложил сквозную схему этапов видообразования:

- развитие популяции в своеобразной среде;
- возникновение необратимых морфофизиологических особенностей, изменяющих отношение популяции к среде;
- прогрессирующее приспособление;
- развитие тканевых адаптаций;
- репродуктивная изоляция на основе тканевой несовместимости;
- видообразование.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ЗОН ВТОРИЧНЫХ КОНТАКТОВ ХРОМОСОМНЫХ ФОРМ *SOREX ARANEUS*

Ю.М. Борисов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, boris@sevin.ru

В докладе на основании изучения кариотипов рассматриваются три основных аспекта эволюционных последствий зон вторичных контактов хромосомных форм надвида *Sorex araneus*:

1. Ведущие к почти полной изоляции самостоятельных краевых видов – *S. antinorii* Bonaparte, 1840, *Sorex coronatus* Millet, 1828 и кавказской *Sorex satunini* Ognev, 1922. Кариотипы этих видов в основном гомологичны и являются производными от исходного акроцентрического кариотипа обыкновенной бурозубки. Отличия их формируются за счет различных робертсоновских транслокаций первоначально акроцентрических аутосом. Подобно многим популяциям обыкновенной бурозубки эти аллоиды имеют общие и отличающиеся их мутации.

2. Ведущие к частичной изоляции исходных родительских хромосомных рас и образованию с невысокой частотой их гибридных особей. В таких зонах контакта образуются узкие гибридные зоны. Особый интерес представляет открытая нами на юге Валдайской возвышенности узкая гибридная зона трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки: Москвы, Зап. Двины и Селигер. Эти расы отличаются по 3-5 парам хромосом: раса Селигер – g/o, hn, ik, m/q, pr, раса Зап. Двина – gm, hk, ip, no, qr, раса Москва – gm, hi, kg, no, pq. Локализация мест совместного обитания трех частично изолированных хромосомных рас обыкновенной бурозубки позволила изучить взаимодействие внутривидовых форм в условиях синтопии.

3. Ведущие к образованию широких гибридных зон, в результате возможности свободного скрещивания особей родительских популяций. В таких зонах гибридизации, популяции обособленные от родительских рас и занимающие определенную территорию, формируют новую полиморфную хромосомную расу. В частности, в окрестностях г. Борисова нами открыта новая полиморфная хромосомная раса Борисов (кариотип XX/X Y₁Y₂, af, bc, jl, tu, g/m, h/k, i, p, n/o, q, r), населяющая территорию (40 км на 40 км) восточной Белоруссии. При изучении кариотипов 73 особей этой расы из 8 пунктов ее ареала выявлена клинальная изменчивость возрастания в южном направлении числа акроцентрических хромосом от двух (i, p) до десяти пар (g, h, i, k, m, n, o, p, q, r). В окрестностях г. Березино среди 29 изученных особей (g/m, h/k, i, n, o, p, q, r) выявлено 5 зверьков с акроцентрическими диагностическими хромосомами. Показано гибридное происхождение этих полиморфных популяций в 8 пунктах междуречья Днепра и Березины в результате расселения с севера расы Зап. Двина, мономорфной по робертсоновским транслокациям, в ареале местных популяций с акроцентрическими хромосомами.

Следует отметить, что популяции обыкновенной бурозубки с 10 парами акроцентрических аутосом известны только в Западной Европе: хромосомная раса Cordon - в Западных Альпах и раса Pelister - в Македонии (Zima et al., 1996). При наличии таких популяций с акроцентрическими хромосомами и отсутствии иных изолирующих механизмов, кроме хромосомных, сохраняется возможность замещения метацентрических хромосом акроцентрическими и, следовательно, обратимость хромосомной эволюции данного вида.

Автор доклада благодарен соавторам по работе: В.Н. Орлову, Е.Н. Черепановой, А.А. Ковалевой, С.Ю. Ирхину, В.Б. Сычевой, О.О. Григорьевой, А.М. Спрингер, А.П. Каштальян.

ПРИРОДНЫЙ ГИБРИД КРАСНОЙ (*MYODES RUTILUS* PALLAS, 1779) И РЫЖЕЙ (*M. GLAREOLUS* SCHREBER, 1780) ПОЛЕВОК НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ: МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ

А.В. Бородин, Ю.А. Давыдова, К.И. Бердюгин, И.А. Кшняев, М.А. Фоминых

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

e-mail: bor@ipae.uran.ru

Исследования рыжих полевок из «уральской зоны гибридизации» в ходе выполнения совместных проектов ИЭРиЖ УрО РАН и ЗИН РАН выявили особей с митохондриальным геномом *M. rutilus*, а один из изученных экземпляров, отловленных во второй половине июля 2005 года на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника, является гибридом F1 *M. rutilus* и *M. glareolus* (Абрамсон и др., 2009).

У гибридного экземпляра окраска шкурки и большая часть диагностических одонтологических признаков соответствует характеристикам материнского вида (*M. rutilus*). Это совпадает с данными по искусственной гибридизации (Осипова, Соктин, 2006). Признакам отцовского вида (*M. glareolus*) соответствуют относительно длинный хвост без кисточки, а из одонтологических признаков – форма дентинового поля T4 и выраженность внутреннего входящего угла LRA3 на жевательной поверхности M2/.

На участке, где был отловлен гибридный экземпляр (57°22'402''СШ, 59°46'409''ВД, 566 м УМ), среди населения мелких млекопитающих в настоящее время доминирует рыжая полевка. Красная полевка встречается в единичных экземплярах. Многолетние наблюдения на данной территории выявили для популяции *M. glareolus* наличие трехлетнего популяционного цикла (Кшняев, Давыдова, 2005). Гибридная особь поймана при низкой плотности населения рыжей полевки, классифицированной как фаза «депрессии» популяционного цикла. Ранее (Осипова, Соктин, 2006) высказывалось предположение, что условия для успешной гибридизации самцов рыжих и самок красных полевок могли создаваться при преобладающей численности рыжих полевок. Рассматриваемая ситуация не противоречит этому утверждению, но, поскольку в данном случае гибридизация произошла на спаде численности *M. glareolus*, можно предположить, что для гибридизации необходимо не только (не столько) преобладание *M. glareolus*, сколько дефицит самок этого вида.

Поскольку «длиннохвостые красные» особи встречались в наших отловах и при высокой численности популяции рыжей полевки, можно предположить, что процесс гибридизации может происходить и при других демографических условиях. Вероятно, причина отсутствия закрепления фенотипических признаков *M. rutilus* в популяциях *M. glareolus* может быть объяснена поглощающим скрещиванием. Отсутствие в природных условиях гибридов самки рыжей полевки и самца красной следует объяснять асимметричным характером гибридизации этих видов полевок: самки *M. rutilus* успешнее вступают в размножение и дают гибридное потомство, чем *M. glareolus* (Осипова, Соктин, 2008; Осипова, 2009).

Основываясь на анализе видового состава грызунов из местонахождений четвертичного периода и по данным мониторинга современных сообществ мелких млекопитающих Урала, можно утверждать, что Средний Урал по крайней мере с начала позднего плейстоцена является зоной симпатрии рыжей и красной полевок. Поскольку Средний Урал (с прилегающими равнинными и более южными территориями) относится к внеледниковой зоне, следует исключить покровные оледенения и рефугиумы как фактор гибридизации по крайней мере для этой обширной территории.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 10-04-96102-р_урал_a; программе Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (02.740.11.0279).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ПОДРОДА *CRASEOMYS* ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Бородин А.В.¹, Тиунов М.П.², Фоминых М.А.¹

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

¹bor@ipae.uran.ru, ²tiunov@ibss.dvo.ru, ¹elf13z@mail.ru

На основе морфологических характеристик краниальных и дентальных структур проведена оценка степени дифференциации *M. rufocanus* и *M. rex*, обитающих на Дальнем Востоке.

Исследовано 56 *M. rufocanus* из природных популяций материковой части (Приморский Край, Уссурийский заповедник, N=28), островов Шикотан (N=19), Монерон (N=10), а также *M. rex* с о. Шикотан (N=27). Для оценки уровня внутри- и межвидовой дифференциации дальневосточных полевок в анализ включены морфологические характеристики красно-серых полевок из трех популяций Урала: горный массив Молебный Камень, Северный Урал (N=10), Висимский заповедник, Средний Урал (N=29), хребет Кукшик, Южный Урал (N=20), представленные подвидом *M. r. rufocanus*. Для описания изменчивости МЗ моляра использован принцип выделения морфотипов Рерига и Бернера (Rörig, Börner, 1905). В качестве показателя возраста для краниальных параметров взяты возрастные классы (Разоренова, 1952), для учета возрастной изменчивости дентальных характеристик использованы онтогенетические классы, основанные на степени сформированности жевательной поверхности, стертости коронки и выраженности корней у моляров.

Использование дисперсионного анализа (ANOVA) выявило высокую значимость возрастной изменчивости исследуемых признаков ($F_{кр.пр.}(4,13)=12,77$; $p<0,001$; $F_{дент.пр.}(3,28)=10,89$; $p<0,001$). В связи с этим, дальнейший анализ проводился с учетом фактора "возраст": для краниальных характеристик взяты 1 и 2 возрастные классы, анализ дентальных признаков проведен в пределах 4 и 5 или 5 и 6 онтогенетических стадий. При проведении сравнений дальневосточных популяций *M. rufocanus* и *M. rex* ($F_{кр.пр.}(12,35)=8,50$; $p<0,001$; $F_{дент.пр.}(9,63)=13,46$; $p<0,001$), а также при сравнении всех исследуемых популяций Урала и Дальнего Востока ($F_{кр.пр.}(24,53)=4,09$; $p<0,001$; $F_{дент.пр.}(18,63)=6,53$; $p<0,001$) выявлены высоко значимые межпопуляционные различия. Исследуемые популяции достоверно различаются и по соотношению морфотипов МЗ ($I=75,84$; $df=4$; $p<0,001$). Таким образом, *M. rufocanus*, обитающие на Дальнем Востоке по линейным параметрам черепа, нижней челюсти, m1 моляра и по морфотипическим характеристикам МЗ отличаются от *M. rex* и от *M. r. rufocanus* с Урала: самые крупные полевки обитают на островах Шикотан и Монерон, по сравнению с которыми *M. rufocanus* материковой части имеют меньшие размеры. Уральские красно-серые полевки занимают промежуточное положение по размерным параметрам.

Отдельный интерес представляет проблема межвидовой дифференциации *M. rufocanus* и *M. rex*, обитающих на о. Шикотан. Показано, что отличия между этими видами достоверны не только по морфотипическим характеристикам МЗ, но и комплексу промеров m1 ($F(3,24)=47,83$; $p<0,001$; $I=36,95$; $df=3$; $p<0,001$). В ходе шагового дискриминантного анализа точность видовой диагностики составила 88-100% по 21 краниальному признаку и 85-88% по 13 признакам m1.

Таким образом, морфологические различия островных и материковых популяций *M. rufocanus* Дальнего Востока соответствуют подвидовому уровню, а *M. rufocanus* и *M. rex* – видовому.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 10-04-96102-р_урал_a, Программ поддержки ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (02.740.11.0279).

ЗОНЫ ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА У НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ (SCIURIDAE, RODENTIA, MAMMALIA) МОНГОЛИИ

О.В. Брандлер, С.Ю. Капустина

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
rusmarmot@yandex.ru

Исследования последних лет выявили существование зон вторичного контакта у наземных белчиных и идущие в них интенсивные процессы гибридизации (Ермаков и др., 2002; Титов и др., 2006). В Монголии было обнаружено две зоны вторичных контактов представителей этой группы. Ареалы сурков *Marmota sibirica* и *M. baibacina* перекрываются на Монгольском Алтае (Смирин и др., 1985). Было описано обитание обоих видов на одной территории и найдены особи с гибридными признаками (Смирин и др., 1985; Формозов, Никольский, 1986). Была отмечена биотопическая зависимость распространения особей разных видов в зоне совместного обитания.

У сусликов рода *Spermophilus* – *S. alaschanicus* ($2n=38$) и *S. pallidicauda* ($2n=34$), обнаружены следы контакта в виде одной особи с гибридным кариотипом ($2n=36$) и нескольких особей, имеющих гибридный геном по данным RAPD-PCR (Цвирка и др., 2006). По утверждению этих авторов зона контакта алашанского и бледнохвостого сусликов может иметь большую протяженность и расположена на значительном расстоянии (около 200 км) от границ известного ареала *S. alaschanicus*. Отсутствие в этом исследовании собственно алашанских сусликов не позволяет сделать однозначные выводы о природе обнаруженной генетической изменчивости.

В рамках работы Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции нами исследовалась зона контакта *M. sibirica* и *M. baibacina* в верховьях р. Улагчин с помощью биоакустических и молекулярно-генетических методов. Видоспецифические характеристики звукового, предупреждающего об опасности сигнала сурков использовали для изучения пространственного распределения особей разных видов и их предполагаемых гибридов в зоне симпатрии. Секвенирование нуклеотидных последовательностей контрольного региона мтДНК проводили для определения видовой специфичности митохондриального генома отловленных особей. Места нахождения животных фиксировались с помощью GPS-навигаторов. Полученные данные были нанесены на космоснимки и карты контрольных участков. Анализ пространственного распространения особей двух видов сурков в зоне симпатрии показал их неслучайное ландшафтно-зависимое распределение. Были локализованы семейные участки, населенные семейными группами со смешанным видовым составом, а также определено местонахождение особей с гибридным звуковым сигналом. У отловленных зверей из этой зоны были найдены оба варианта мтДНК специфичных для обитающих там видов. Видоспецифичность митотипов в ряде случаев не соответствовала полевому определению видовой принадлежности изученных особей, что может отражать их гибридное происхождение.

Также был собран материал для сравнительного изучения генетической изменчивости *S. alaschanicus* и *S. pallidicauda*. Видовая принадлежность отловленных сусликов подтверждалась на основании диплоидного числа хромосом. При исследовании изменчивости контрольного региона мтДНК обнаружены видоспецифичные митотипы. Анализ изменчивости 6 интрона гена р53 яДНК применяли для определения видовой специфики яДНК и выявления гибридных особей. В исследованной выборке обнаружены как гомозиготные, так и гетерозиготные особи по трем аллельным вариантам этого маркера. В сообщении обсуждаются результаты данного исследования. Работа поддержана грантами РФФИ и Подпрограммы “Генофонды и генетическое разнообразие” Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

ФАКТЫ ГИБРИДНОЙ ХРОМОСОМНОЙ ЗОНЫ ПРОТИВ ДИВЕРГЕНТНОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЦИТОГЕНЕТИКИ

Н.Ш. Булатова, Н.А. Щипанов, С.В. Павлова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
admin@sevin.ru

Можно определенно говорить о подразделенности вида, если наблюдаются очевидные маркеры различной генетической основы изучаемых групп. С этой точки зрения привлекательно выглядят виды, образующие хорошо различимые хромосомные расы. Такие расы известны у многих зоологических видов, а зоны гибридизации хромосомных рас рассматривают, в частности, как «напряженные» и, в целом, как «естественные лаборатории эволюции».

Хромосомные расы обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) многочисленны и определяются по перестройкам робертсоновского типа, которые достаточно легко идентифицировать даже на уровне обычной и, тем более, дифференциальной G-окраски хромосом. В ходе последовательного изучения состава хромосомных рас на европейской территории России к настоящему времени обнаружено несколько зон контакта и гибридизации рас с различиями в метацентриках, образующихся в различных популяциях в процессе неодинаковых попарных робертсоновских слияний из общего для вида набора в 10 акроцентриков. Если, как принято считать, с увеличением кариотипических различий растет уровень мейотических нарушений у гетерозигот (гибридов), то гибридизация двух рас с максимальным числом перестроек – для бурозубки это по 5 метацентриков у каждой расы – вследствие образования длинных и, соответственно росту различий, максимально нестабильных мейотических конфигураций (кольца или цепи) – окажется фатальной для потомства. В гибридной зоне двух наиболее далеких по кариотипу восточно-европейских рас – Москва (g/m, hi, kr, no, pq) и Селигер (g/o, hn, ik, m/q, p/r) – различны все 10 попарных комбинаций плеч (включая гетерозиготные - отмечены косой чертой) в расово-специфичных метацентриках. Однако изучение самцов гибридной популяции не выявило нарушений в первом делении мейоза у робертсоновских (как одиночных, т.е. простых, так и многохромосомных, или комплексных) гетерозигот любых из теоретически возможных конфигураций, в том числе и самой длинной для бурозубок 11-элементной цепи, характеризующей гибрида F1 (CXI: g/gm/mq/pq/pr/kr/ik/hi/hn/no/o).

Сравнение с известными примерами гибридных зон у хромосомных рас *S. araneus* при разном уровне различий не подтверждает правильности взгляда на механическое сложение эффектов отдельных хромосомных перестроек. Не выявляется также различий вклада цепной или, напротив, кольцевой конфигурации самих по себе. Следовательно, хрестоматийная цитогенетическая изоляция в этом ярком примере естественной гибридизации не получила ожидаемого подтверждения, несмотря на очевидную устойчивую парапатрию рас. Устойчивость хода мейоза у межрасовых гибридов могла бы объясняться как гомологией генома (ДНК), так и инерцией процесса конъюгации благодаря консервативности обслуживающих структур (белки).

До сих пор только в материалах из гибридных зон найдены новые непредсказуемые сочетания плеч в метацентриках сверх теоретически возможных вариантов за счет полноплечевых обменов (WART). Благодаря возможности проследить распространение кариоформ и судьбу гибридов, виды, образующие хромосомные расы, являются наиболее удобными моделями для изучения микроэволюции.

Исследование поддержано ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2009-1.1-141-063-021).

ГИБРИДИЗАЦИЯ В ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ *MICROTUS ARVALIS* НА СТЫКЕ ДВУХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФИЛОГРУПП

Н.Ш. Булатова¹, Ф.Н. Голенищев², Л.А. Лавренченко¹, С.Г. Потапов¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

² Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

ninbul@mail.ru

Уже более 40 лет полевки группы «arvalis» рода *Microtus* из популяций Европейской территории России служат удобной природной и экспериментальной моделью для изучения вопросов, связанных с видообразованием и эволюционной ролью хромосом. С конца 60-х гг. во многом на хромосомных данных в этой группе строится как таксономическая диагностика, так и анализ филогенетических связей между отдельными таксонами. Только совсем недавно для этих целей стало возможным искать и привлекать дополнительные молекулярные маркеры как ядерного, так и митохондриального геномов. Совершенно новым источником материала по эволюционной истории вида служит молекулярно-генетический анализ природных гибридных зон. В Европе 46-хромосомный вид *M. arvalis* подразделен на две широкоареальные парапатрические формы “arvalis” (AR) и “obscurus” (OB), трактуемые как кариоформы, полувиды или даже виды, с различиями в форме 6 хромосом по типу перичентрических инверсий, идентифицированных при применении дифференциальной G-окраски как центромерный шифт. Значительная часть предполагаемой и исключительной по протяженности с севера на юг зоны контакта этих форм приходится на Европейскую Россию. В установление и уточнение границ географического распространения AR/OB внесли свой вклад и авторы доклада. В ходе последовательного сближения точек кариотипирования в одном из регионов (Владимирская обл.) была обнаружена гибридная зона двух кариоформ *M. arvalis* и выявлена целая серия рекомбинантных кариотипов в центре этой зоны (более 2/3 кариотипированной выборки). Анализ маркеров мтДНК выявил две основные молекулярные филогруппы, каждая из которых, в свою очередь, за пределами европейской территории России обнаруживает разделение на то или иное число линий, соответствующих отдельным ледниковым рефугиумам.

По совокупности кариотипических маркеров (6 формоспецифических аутосом и Y-хромосома), данным мейоза и последовательностям митохондриальной (ген цитохрома b) и ядерной (ген р53) ДНК проведено исследование гибридной зоны, первой для случая AR/OB. Как выяснилось при картировании, ширина клины для аутосомных маркеров несколько меньше, чем для митохондриальных, однако преобладание гибридных и целых серий рекомбинантных кариотипов в центре гибридной зоны противоречит распространенной точке зрения о том, что наименьшей шириной клины отмечены признаки, связанные, прежде всего, с репродуктивной изоляцией. Внутри гибридной зоны наблюдалась кариотипическая асимметрия за счет преобладания среди смешанных кариотипов вариантов (17 против 9) с числом акроцентриков, смещенным в сторону AR (т.е. между 8, как у этой формы, и 14, как у гибрида F1). На уровне молекулярных маркеров абсолютным преимуществом обладали гаплотипы мтДНК этой же формы. Неясно, насколько подобная ситуация отражает вероятность наступления одной формы (AR) и вытеснения другой (OB) в данном конкретном случае и вдоль всей трансконтинентальной зоны контакта.

Исследование поддержано грантами РФФИ (07-04-00102, 09-04-00851, 10-04-00580) и проектом «Биоразнообразия».

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГИБРИДОВ ГОРНЫХ ПОЛЕВОК ПОДРОДА *NEODON*: МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ И НЕМЕТРИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ

И.А. Васильева, И.А. Кузнецова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
via@ipae.uran.ru*

С целью уточнения общей картины морфологической дивергенции памирских и арчевых полевок подрода *Neodon* проведен сравнительный анализ размеров, пропорций черепа и морфотипической изменчивости коренных зубов, оценена эпигенетическая дивергенция форм по комплексу 42 фенотипических признаков черепа. Особое внимание уделено изучению изменчивости морфологических признаков при гибридизации в различных вариантах скрещивания форм между собой. Изучены серии черепов памирских и арчевых полевок из коллекций зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН. Материал представлен выборками из виварных колоний, полученных от зверьков-основателей из 5 географических точек: памирская полевка - окрестности пос. Чечекты (Ч) и оз. Каракуль на Восточном Памире (К); арчевая полевка - Майхуринское ущелье Гиссарского хребта (Г), заповедник Аксу-Джабаглы в Таласском Алатау (А), Шахристанский перевал Туркестанского хребта (Т). Изучены гибриды различных вариантов скрещивания (10 выборок). Материалом послужили 1005 экз. черепов исходных форм и 315 гибридов. При изучении размеров и пропорций черепа гибридов в различных вариантах скрещивания установлены повышенная изменчивость краниометрических характеристик и различия между реципрокными вариантами. Гибриды F1 от скрещивания трех форм: таласской, каракульской и туркестанской в разных комбинациях по размерам черепа приближаются к каракульской. Гибриды F2 по размерам черепа ближе к туркестанской форме арчевых полевок, как и гибриды КА, ТА. По размерам черепа, как правило, гибриды приближаются к памирским полевым, однако, по его пропорциям ряд гибридов реципрокных вариантов скрещивания стоят ближе к таласской и гиссарской формам арчевых полевок. При сравнении изменчивости жевательной поверхности зуба МЗ при сходном характере распределений частот классов складчатости и вариантов числа замкнутых пространств у исходных форм в некоторых вариантах скрещивания их друг с другом происходит изменение частот в пользу классов наибольшей сложности. Резкое увеличение частоты класса наибольшей складчатости у гибридов отмечено при скрещивании К x А. Для сравнения выборок по частотам фенотипических признаков рассчитывали фенетические дистанции (ММД). Установлено, что гибриды, как правило, занимают промежуточное положение между родительскими формами, а реципрокные варианты мало отличаются. Гибриды F2 (если оно имеется) фенетически близки к гибридам F1. Гибридные особи от скрещивания арчевой полевки из Аксу-Джабаглы и памирской из окрестностей оз. Каракуль ближе к каракульской популяции. Гибриды от скрещивания Туркестанской и Каракульской форм приближаются к гибридам арчевой полевки из Аксу-Джабаглы и памирской из окрестностей оз. Каракуль. Эти результаты показывают сложный характер таксономических отношений в данной группе полевок и противоречит представлениям о едином виде. Имеются несколько замещающих друг друга близких форм, крайние из которых могут быть самостоятельными видами, поэтому проблема таксономического положения арчевых и памирских полевок не может считаться окончательно решенной и требует дальнейшего анализа. Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН (Биологическое разнообразие), Президиума УрО РАН по совместным проектам УрО, СО и ДВО РАН, программы ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ЯДРЫШКООБРАЗУЮЩИЕ РАЙОНЫ (ЯОР) ХРОМОСОМ БЛИЗКИХ ВИДОВ ХОМЯЧКОВ *PHODOPUS SUNGORUS* И *PHODOPUS CAMPBELLI* (CRICETINAE, RODENTIA)

Н.Ю. Васильева, Е.В. Черепанова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
nyv1@mail.ru

Экспериментальная межвидовая гибридизация не только помогает подтвердить видовой статус изучаемых аллопатрических форм, но также выявить степень и характер генетических различий между ними, особенно если гибридологический анализ дополняют биохимические и цитогенетические исследования. Проведен гибридологический анализ близких аллопатрических видов, *Phodopus sungorus* и *Ph. campbelli*, и изучены ядрышкообразующие районы (ЯОР) хромосом в кариотипах этих видов и гибридов. Интерес к ЯОР хромосом определяется тем, что характер их наследования при гибридизации все еще недостаточно изучен. В частности, дискуссионным остается вопрос о проявлении у гибридов, получаемых от скрещивания близких видов млекопитающих, феномена «ядрышкового доминирования» (Навашин, 1937).

Результаты гибридизации показали, что эффективность размножения гетероспецифических пар значительно ниже, чем конспецифических. У гибридов F1 в одном из вариантов реципрокного скрещивания были отмечены разнообразные нарушения эмбрионального развития. Все самцы F1 стерильны, а плодовитость самок F1 ниже, чем у обеих родительских форм. Гибриды F1 и бэкрессы отличались по массе и размерам тела, как от родительских видов, так и между собой (Соколов, Васильева, 1993; Черепанова, 2001). Все перечисленные явления характерны для межвидовой гибридизации, и определяются, очевидно, межвидовыми различиями по целому ряду генов, контролирующих разные стадии развития (Zechner et al., 2004).

В кариотипе *Ph.sungorus* ($2n=28$, $NFa=52$) ЯОР располагаются на 7 парах аутосом: 5, 7, 8, 9, 11, 12 и 13, а *Ph.campbelli* ($2n=28$, $NFa=48$) – на 4 парах: 5, 7, 12 и 13. Только одна ядрышкообразующая аутосома, 5, у этих видов гомологична, и одна, 12 – гомеологична (метацентрик у *Ph.sungorus* и акроцентрик у *Ph.campbelli*). «Одноимённые» ядрышкообразующие хромосомы 7 пары (субметацентрик у обоих видов) и 13 (метацентрик *Ph.sungorus* и акроцентрик *Ph.campbelli*), как показали результаты хромосомного пейнтинга, негомологичны (Romanenko et al., 2007). У гибридов F1 и бэкрессов выявлены все 7 ЯОР хромосом. Частота выявления ЯОР хромосом 5, 7, 12 и 13 у них не отличалась от таковой *Ph.sungorus* и *Ph.campbelli* (55–80 %). Заслуживает внимания тот факт, что в гетероморфных парах 12 и 13 ЯОР метацентриков, наследуемых от *Ph. sungorus*, и акроцентриков – от *Ph.campbelli*, не различались. ЯОР хромосом 8, 9 и 11 пар, характерные только для *Ph.sungorus*, выявлялись исключительно редко (0,5–4,0 %), в том числе, и у гибридов.

В целом, результаты проведенного исследования не выявили случаев ядрышкового доминирования у гибридов между *Ph.sungorus* и *Ph.campbelli*, что согласуется с данными о нем как крайне редком явлении для гибридизации млекопитающих, даже при наличии значительных видовых различий кариотипов (Kopp et al., 1988; Makineer, Gustavsson, 1982). С другой стороны, небольшое изменение показателей активности ЯОР по сравнению с исходными видами изредка удаётся зарегистрировать при скрещивании таксономически близких видов с очень похожей G-структурой хромосом (Walker et al., 2000). Этот факт свидетельствует о необходимости детальных исследований ЯОР у гибридов между близкими видами млекопитающих, и использованная нами модель может оказаться в этом плане достаточно перспективной.

КЛИНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАВКАЗСКИХ ТУРОВ КАК СЛЕДСТВИЕ ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА И ГИБРИДИЗАЦИИ

П.И. Вейнберг ¹, М.И. Аккиев ², Р.Г. Бучукури

¹ Северо-Осетинский заповедник,

² Кабардино-Балкарский высокогорный заповедник
tur@osetia.ru

Выявлена клинальная изменчивость в направлении запад-восток у кавказских туров по ряду признаков, используемых в традиционной систематике: (1) спиральной скрученности роговых чехлов у взрослых самцов и (2) самок (у последних – по двух параметрам), (3) степени изгиба роговых чехлов в одной плоскости у взрослых самцов, (4) углу расхождения костных стержней у взрослых самцов и (5) самок, (6) форме сечения стержней рогов взрослых самцов, (7) форме и длине бороды взрослых самцов в зимнем волосяном наряде, (8) форме темной полосы на передней поверхности ног всех половых и возрастных классов. Клинальная изменчивость присутствует не только у самцов туров, но и у самок, считавшихся ранее морфологически однообразными (например, Динник, 1909; Соколов, 1959; Вейнберг, 1993). В Карачаево-Черкесии и Кабардино-Балкарии расположен более крутой участок клины, внутри которого по некоторым признакам есть значительные колебания, а восточнее наблюдается длинный пологий участок клины. Таким образом, по исследованным признакам на Центральном Кавказе не обитает смешанная популяция из западно- и восточно-кавказского морфотипов или, напротив, морфологически единообразная популяция. Почти все измеряемые количественно признаки (1, 2, 4, 5, 6) с высокой степенью достоверности коррелируют друг с другом ($R^2=0,692$ $P>0,89$). Множественная коррелирующая клинальная изменчивость с одним крутым участком у крупного млекопитающего на протяженности лишь 770 км вряд ли объясняется географической динамикой факторов внешней среды (Айунц, Коломыц, 1986). Она может быть вызвана парapatрической гибридизацией на месте крутого участка клины, т. е. вторичным контактом двух таксонов (Майр, 1968). Эти таксоны, видимо, ранее были разделены географическим барьером, вероятно, узлом оледенения, пульсировавшим в плейстоцене на Центральном Кавказе (Герасимов, Марков, 1939; Милановский, 1966; Щербакова, 1973; Котляков, Кренке, 1980), и частично сохранившимся до наших дней (массив Эльбруса, Безенгийская стена) на месте крутого участка клины. Этот барьер мог разделять общекавказскую популяцию туров надвое и, таким образом, создавать условия для возникновения двух таксонов. Популяции периодически контактировали (как сейчас), что не позволило сформироваться репродуктивной изоляции для законченного образования «хороших» видов. Следовательно, можно предположить существование двух не конца разделившихся, а потому гибридизирующих, таксонов туров: западно-кавказского и восточно-кавказского, с широкой полосой гибридизации, захватывающей части Центрального и Западного Кавказа на долготе Эльбруса и прилегающих районов.

БЛИЗКОРОДСТВЕННЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ПРАВИЛО ВАГНЕРА-ДЖОРДАНА В НАДВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ

Л.Л. Войта

Зоологический институт РАН,
Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН
llvoyta@mail.ru

Правило “викариата” (Гиляров, 1986), часто, применяется в качестве географического критерия при обсуждении вопросов уровня дифференциации внутривидовых форм, валидности выделяемых подвидов, и, в целом, структуры вида в географическом пространстве. Данное правило основано на представлении об “аллопатрическом формообразовании”, как основном способе формирования новых видов.

Основоположником теории географической изоляции и географического формообразования можно считать, по-видимому, Моритца Фридриха Вагнера (Wagner, 1868, 1889), который выдвинул теорию пространственной изоляции как дополнение к дарвиновской теории образования видов, уделяя особое внимание видообразованию на основе географических рас. Впоследствии ряд авторов (Gulick, 1905; Plate, 1907; Crampton, 1916, 1925, 1932; Schilder, 1952; и др.) развивали идею географической дифференцировки популяций и форм, показав на многочисленных примерах ее актуальность и значение географической изоляции в формообразовательном процессе. В 1906 правило викариата было перетолковано Дэвидом Джорданом, вследствие чего носит название “Вагнера-Джордана” (Гиляров, 1986).

Однако, географические принципы и ареалогический анализ, лежащие в основе правила викариата, применяются не только во внутривидовой систематике, но и в надвидовой. В частности, целый ряд теоретических исследований немецких орнитологов начала и первой половины XX века, среди которых следует выделить О. Кляйншмидта (Kleinschmidt, 1900, 1901), как основоположника теории “надвида”, а также Э. Штресеманна (Schtresemann), Б. Ренша (Rensch, 1928, 1929), и даже ранние работы Э. Майра (Mayr, 1942), посвящены разработке представлений о группах видов, сформированных в результате географической изоляции. Таким образом, на основе целого ряда зоогеографических работ, посвященным обсуждению формирования ареалов близкородственных видов и форм с неясным таксономическим статусом, и понятий “Formenkreis” (“Круги форм” Кляйншмидта), “Arten-” и “Rassenkreis” (“Круги видов и рас” Ренша), “super-” и “semispecies” (“над- и полувиды” Майра, а также “Надвиды” Шильдера), мы сформировали общее представление о явлении “группа видов” или “надвид”, которое следует рассматривать не с точки зрения типологического (Ellerman, 1941; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Zimmermann, 1964; Длусский, 1967; Старобогатов, 1968; Громов, Поляков, 1977; Мейер и др., 1996; Кабаков, 2006; и др.), а с точки зрения филогенетического подхода. В этом случае **группа видов (надвид)** - монофилитическая группа аллопатричных или частично перекрывающихся форм (видов, подвидов, форм с неясным таксономическим статусом), занимающих такое биогеографическое положение, которое позволяет предполагать для них единые “центры происхождения”. Используются критерии: географический, морфологический, генетический и др., что составляет системный подход к оценке степени родства между видами в пределах некоего биогеографического пространства.

В качестве примеров “групп видов”, выделенных с использованием филогенетического подхода, можно назвать надвид *arvalis* (группа *Microtus arvalis*), надвид *rossiaemeridionalis* (группа *M. rossiaemeridionalis*), надвид *maximowiczii* (группа *M. maximowiczii*), надвид *fortis* (группа *M. fortis*), и др.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 09-04-00851-а.

СОВРЕМЕННОЕ НАХОЖДЕНИЕ СУБРЕЦЕНТНЫХ ОСТАТКОВ ЕВРОПЕЙСКОГО *MELES MELES* L. И АЗИАТСКОГО *MELES ANAKUMA* TEMM. БАРСУКОВ В ПЕЩЕРЕ БАРСУЧЬЯ НОРА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Д.О. Гимранов, Р.М. Сатаев

Башкирский Государственный Педагогический Университет им М. Акмуллы, Уфа, Россия
djulfa250@rambler.ru

Пещера Барсучья Нора расположена в Мелеузовском районе Республики Башкортостан в 6 км к юго-востоку от поселка Нугуш. Осенью 2009 года карстовая полость была впервые исследована на предмет обнаружения в ней ископаемых остатков позвоночных животных и материальных следов пребывания древнего человека. Вход в пещеру находится на высоте 25 м от подножья горы, высота входа равна 0,7 м, ширина 1,2 м. Пещера коридорного типа, представляет собой слабо наклонную галерею с небольшим залом в конце. Общая протяженность пещеры составляет 80 м.

Местным жителям пещера давно была известна как логово барсуков. Во время обследования пещеры на полу был обнаружен старый капкан.

На разных участках пещеры с поверхности пола были собраны изолированные костные остатки, принадлежащие барсуку (2 черепа с нижними челюстями, отдельно 3 ветви нижней челюсти и 30 костей посткраниального скелета). Все отмеченные находки имеют современный тип сохранности. Кости принадлежат взрослым животным.

Стоит отметить, что взгляды различных исследователей на систематику барсуков расходятся. Так Абрамов (2001; 2002; 2003) и Kurose с соавторами, (2001) выделяют 3 современных палеарктических вида барсука: азиатский (*Meles leucurus*, Hodgson, 1847), европейский (*Meles meles* L.) и японский (*Meles anakuma* Temm.). Согласно представлениям, которых придерживаются авторы данной публикации, на территории Палеарктике в настоящее время обитает два вида барсуков (Барышников, Потапова, 1990; Аристов, Барышников, 2001) – европейский (*Meles meles* L.) и азиатский (*Meles anakuma* Temm.).

Также существуют разные представления о положении границ между двумя видами (европейским и азиатским барсуком). С.И. Огнев (1935) полагал, что граница между двумя видами барсуков проходит на территории Южного Урала. Европейский барсук распространен в Предуралье, Среднем и Южном Урале, включая Башкирию («Уфимская губ.»), а азиатский барсук (*M. leptorhynchus sensu* Огнев, 1935) обитает южнее. Современные данные свидетельствуют, что в европейской части России граница между ареалами распространения европейского и азиатского барсуков идет по Нижней и Средней Волге вплоть до впадения последней в Каспийское море. Распространение двух видов в Волжско-Камском междуречье и Предуралье пока изучено слабо (Аристов, Барышников, 2001; Абрамов, 2003). Исходя из этого, следует, что территорию Южного Урала населяет азиатский барсук.

Обнаруженные нами три ветви нижней челюсти, несут видоспецифические признаки характерные для европейского барсука *Meles meles*.

У всех нижних ветвей имеется Pm/1 зуб, вторые премоляры (Pm/2) демонстрируют два хорошо выраженных корня. Длина одного из трех Pm/2 составляет 5 мм, (30,6% от длины M/1). Талониды всех трех зубов M/1 широкие: 46%, 47,3% и 48,8% от длины зуба. Все экземпляры M/1 зуба несут большинство признаков свойственных морфотипу V1 (по Барышников, Потапова, 1990). Три обнаруженные ветви нижней челюсти заметно превосходят по размерам ветви нижних челюстей современных местных азиатских барсуков, а также нижнечелюстные кости этого же вида обнаруженные в данной пещере.

Таким образом, полученная информация позволяет говорить о том, что в южных районах Башкирии вероятно и сейчас существует участок совместного обитания европейского и азиатского барсуков.

КРАНИОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СОБОЛЯ И ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИХ ПРЕДПОЛАГАЕМЫХ ГИБРИДОВ

А.Т. Гребеник¹, Е.Г. Потапова², В.М. Малыгин¹, В.В. Рожнов²

¹ *Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,
andrei4ik86@mail.ru*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
lena-potapova@yandex.ru*

Соболь и куница имеют обширные ареалы и характеризуются высоким уровнем морфологической изменчивости. Это находит отражение в сложной внутривидовой таксономической структуре этих видов. В настоящее время видовой статус соболя и куницы не вызывает сомнений. Однако строгая видовая диагностика, из-за высокого уровня морфологического разнообразия, затруднена. Ситуация осложняется тем, что между этими видами нет полной репродуктивной изоляции и между ними имеет место гибридизация. На Урале, в зоне перекрывания ареалов соболя и лесной куницы, неоднократно отлавливали зверей, которых по внешним признакам рассматривали как межвидовых гибридов – кидасов. Вопрос о том, действительно ли кидасы имеют гибридную природу или представляют собой проявление крайних вариантов внутривидовой изменчивости каждого из видов, остается открытым. Для изучения этого вопроса особое значение имеет правильная идентификация как «чистых» видов, так и гибридов. К сожалению, надежных генетических маркеров для диагностики в настоящее время не выявлено. В этом связи особую значимость приобретает поиск и выявление морфологических критериев оценки видовой принадлежности или гибридной природы особи.

Исследовали краниометрическую изменчивость взрослых самцов обоих видов из разных географических точек, в том числе из зоны перекрывания их ареалов (из Печоро-Ильчского заповедника). Проанализировано 221 экз. соболя из 4-х точек и 126 экз. лесной куницы из 3-х точек, а также 12 черепов «кидасов», выделенных коллектором по внешним признакам. С каждого черепа брали по 40 промеров. Для анализа использовали методы многомерной статистики из пакета программ Statistica 6.0.

Было показано, что по качественным краниальным признакам различия между видами не существенны, тогда как по краниометрическим показателям соболь и лесная куница строго дифференцированы. Несмотря на то, что внутривидовая изменчивость у этих видов существенна, она не перекрывает межвидовую. Показано, что кидасы фенотипически разнородны, но по краниометрическим признакам занимают промежуточное положение между сободем и куницей. Выделены индексы, позволяющие надежно идентифицировать виды. Это выявленные ранее индексы: 1) отношение ширины дна мозговой капсулы к длине слухового пузыря и 2) отношение длины лицевого отдела к кондило-барабанной длине, а также новый индекс – 3) отношение ширины костного неба к длине барабанной кости.

У кидасов эти индексы имеют промежуточные значения и могут быть использованы для выявления возможных гибридов.

Было обнаружено, что в зоне перекрывания ареалов соболя и лесной куницы наблюдается схождение признаков; заметно уменьшаются дистанции между выборками этих видов. Это может быть обусловлено разными причинами: влиянием гибридизации, встречной направленностью трендов географической изменчивости обоих видов или влиянием сходных экологических условий.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 09-04-01303 и программы «Биоразнообразии» (2.6.1).

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ХРОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS* И КАВКАЗСКОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX SATUNINI* (МАММАЛИА) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ

О. О. Григорьева, А. Г. Шестак, С. Г. Потапов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
grig_forever@mail.ru

Особи, принадлежащие к разным хромосомным расам *Sorex araneus*, практически не различимы и определяются в ходе цитологических исследований путем установления кариотипа. Преимущество молекулярно-генетических методов над цито-генетическими состоит в том, что они требуют гораздо меньше времени на проведение анализа, небольшое количество ткани животного и дают возможность исследовать погибших особей.

Три хромосомные расы обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*, Москва (Mo), Западная Двина (Wd) и Селигер (Sl), принадлежат к трем различным кариологическим группам (Западно-Европейской, Балтийской и Восточно-Европейской соответственно) и обладают морфологическим сходством. Для их идентификации применялись различные методы, основанные на кариотипических, морфологических и биохимических особенностях.

Была проведена идентификация различных хромосомных рас *Sorex araneus* с использованием девятнадцати микросателлитных маркеров (A8, B7, B30, D103, D106, D107, L2, L9, L13, L14, L16, L33, L45, L57, L62, L67, L68, L69, L92) (Balloux et al., 1996, Basset et al., 2006).

Объем выборки составил 40 животных, в выборку также были включены особи, принадлежащие к другому виду, *Sorex satunini*. (по 10 особей из каждой расы и 7 особей *Sorex satunini*).

Полиморфизм наблюдался лишь по десяти локусам (A8, B30, D103, D106, D107, L2, L9, L16, L67, L69), что говорит об ограниченности использования генетических диагностических маркеров, разработанных для одних популяций и затем применяемых на совершенно иных. Таким образом, желательно использовать дополнительные генетические маркеры, так как постоянно существует риск, что локус не будет диагностическим в определенной выборке.

Хромосомные расы *Sorex araneus* достоверно различаются по четырем локусам (L16, L67, L69, D107). По локусу L9 отличается раса Москва (нет аллеля 483 б.п.), по D103 – раса Селигер (одинаковая частота встречаемости аллелей 242 б.п. и 260 б.п.). Раса Западная Двина имеет специфические аллели по локусам L2 (115 б.п.) и D107 (231 б.п.), также она более полиморфна и по локусу L16. Раса Селигер менее полиморфна по локусам A8 (нет аллелей 200 б.п. и 218 б.п.) и B30 (нет аллеля 200 б.п.), но это может быть результатом малой выборки. Таким образом, наличие небольшого числа расоспецифичных аллелей говорит о генетической близости рас и подтверждает слабое влияние хромосомных различий на генетическую структуру популяций.

В результате изучения распределения частот аллелей между *S. araneus* и *S. satunini*, обнаружено, что виды достоверно различаются по шести локусам (A8, L2, L9, L69, D106 и D107). Особенно четко виды различаются по локусу L2, по которому образцы *S. satunini* не проходят амплификацию. Можно считать, что локус может быть использован как диагностический. Для *S. satunini* характерен низкий уровень полиморфизма (отсутствуют 13 аллелей по 10 локусам), что может быть следствием селекционного процесса и свидетельствовать о недавнем происхождении вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ № 09-04-00530-а.

О ВОЗМОЖНОСТИ ГИБРИДНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ БАРГУЗИНСКОЙ ПИЩУХИ (ФОРМА *SVATOSHI*) (LAGOMORPHA: OCHOTONA)

Т.В. Григорьева¹, В.Л. Сурин², Н.А. Формозов¹

¹Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет,

²Гематологический научный центр РАМН, Москва, Россия

tangrig@mail.ru

Одним из самых трудных узлов в систематике пищух является видовой комплекс *Ochotona alpina* – *O. hyperborea*. С.И. Огнев (1940, с. 24) разделял эти виды на том основании, что «ареалы этих форм...перекрываются» (в частности, в Саянах и на Хангае). Однако Б.С. Виноградов и А.И. Аргиропуло (1941, с. 227) отмечали, что «в Забайкалье... можно найти особи, совмещающие в себе признаки как *O. alpina*, так и *O. hyperborea*», поэтому «более естественно считать *O. alpina* и *O. hyperborea* за один вид». К промежуточным формам эти авторы относили *svatoshi* (Turov, 1924) с Баргузинского хр. и *scorodumovi* (Skalon, 1935) из Междуречья Шилки и Аргуни.

Таксономический статус формы *scorodumovi* был определен в самое последнее время. Было показано, что по структуре С-региона мтДНК *scorodumovi* совместно с хэнтэйской пищухой *O. hoffmanni* оказывается в базальной кладе для видového комплекса *Ochotona alpina* – *O. hyperborea*, т.е. эта форма не входит ни в тот, ни в другой вид. (Формозов, Григорьева, Сурин, 2006). Вместе с тем по структуре других маркеров мтДНК эта форма оказывается необычайно сходной с *O. hyperborea mantchurica* Thomas, 1909, заселяющей Большой Хинган, (Григорьева и др., 2007; Лисовский, 2007; Lissovsky et al., 2007) и по правилам приоритета должна называться *O. mantchurica scorodumovi*.

Форма *svatoshi* с Баргузинского хр. из-за крупных размеров традиционно рассматривалась в рамках *O. alpina* (Огнев, 1940), а по звуковым сигналам она сходна с *O. hyperborea* (Формозов, Никольский, 1979; Никольский, 1984; Формозов, 1991). В сводках последних лет преобладает точка зрения, что *svatoshi* - подвид северной пищухи (Smith et al., 1990; Hoffmann, 1993; Hoffmann, Smith, 2005). Но высказывалось предположение и о возможном происхождении *svatoshi* в результате гибридизации северной и алтайской пищух (М.А. Ербаева, устное сообщение). Изученные нами структуры контрольного региона (С-region) мтДНК типичных экземпляров *O. hyperborea svatoshi* попали в одну кладу с северными пищухами. При изучении ядерной ДНК, у одного экземпляра с восточного макросклона Баргузинского хребта выявлена гетерозиготность по яДНК-маркеру (*numt1*). Данный экземпляр имел гаплотип как типичный для северной пищухи, так и сходный с таковым у *O. mantchurica*.

Таким образом, вопрос о гибридогенном происхождении формы *svatoshi* требует более тщательной проработки на большем материале и непосредственно из типовых местообитаний данной формы. Гетерогенность по тому же маркеру *numt1* обнаружена у одного экземпляра с г. Алханай. Распределение гаплотипов специфичных для северной и маньчжурской пищух будет изучено при детальных исследованиях в дальнейшем. В случае обнаружения широкой интрогрессии молекулярных маркеров *O. mantchurica* в популяциях северной пищухи Забайкалья вновь встанет вопрос о разграничении видов комплекса *O. alpina* – *O. hyperborea* в трактовке Б.С. Виноградова и А.И. Аргиропуло.

ПРОБЛЕМА ВИДА И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАЛОГО ПОЛОСАТИКА ЮЖНОГО ПОЛУШАРИЯ

Н.В. Дорошенко, М.А. Дорошенко

Дальневосточный Государственный технический рыбохозяйственный университет
(Дальрыбвтуз), Владивосток, Россия
doroshenko@mail.primorye.ru

Малый полосатик - самый многочисленный представитель усатых китов семейства полосатиков (*Balaenopteridae*), широко распространенный от тропиков до полярных льдов Арктики и Антарктики. В связи с чрезвычайным разнообразием внешних морфологических признаков таксономический статус этого кита является дискуссионным. Общепринято существование в Мировом океане одного вида - *Balaenoptera acutorostrata* Lacerpede, 1804. В северном полушарии выделяли два слабо выраженных подвида: североатлантический - *B. a. acutorostrata* Lacerpede, 1804 и северотихоокеанский - *B. a. davidsoni* Scammon, 1872. Таксономический статус малого полосатика южного полушария окончательно не установлен. На основании изучения единичных образцов он выделен в самостоятельный вид - *B. bonaerensis* Burmeister, 1867 (Williamson, 1959, 1961; Hershkovits, 1966 и др.). По мнению других исследователей, статус малого полосатика южного полушария соответствует подвиду - *B.a. bonaerensis* Burm., 1867 (Слепцов, 1965; Ивашин и др., 1972). Японские ученые на основании изучения образцов ДНК описали новый вид - *Balaenoptera omurai* (Nature, 2003), ареал которого распространяется от Японского моря северного полушария до Соломонова моря южного полушария.

Исследования массового материала по популяционной морфологии малого полосатика южного полушария, проведенные нами во время широкомасштабного промысла в 1972-1987 гг. (в соответствии с программой биологических исследований китов, разработанной ВНИРО), выявили ясно выраженную географическую изменчивость морфологических признаков этого кита. Выделено семь популяций малого полосатика согласно основным его концентрациям: 1 - юго-западная часть Атлантического океана - о. Южная Георгия, северная оконечность Земли Грейма (бразильская популяция), 2 - южная часть Атлантического океана (африканская), 3 - юго-западная часть Индийского океана (мадагаскарская), 4 - южная часть Индийского океана (индоокеанская), 5 - юго-западная часть Тихого океана - острова Баллени, море Дюрвиля и западная часть моря Росса (новозеландская), 6 - южная часть Тихого океана - восточная часть моря Росса и море Амундсена (тихоокеанская), 7 - юго-восточная часть Тихого океана - море Беллинсгаузена (чилийско-перуанская популяция) (Дорошенко, 1978). Сравнительный анализ морфофизиологических признаков малого полосатика южного и северного полушарий показал существование значительных и устойчивых различий между ними: а) по окраске грудных плавников, б) по окраске усового аппарата, в) по остеологическим признакам.

Физико-географические условия распространения малых полосатиков северного и южного полушарий, пространственная изоляция и в связи с этим - асинхронность биологических ритмов обусловили их репродуктивную изоляцию и видоспецифичность морфофизиологических признаков. Это дает основание утверждать для малого полосатика южного полушария таксономический статус вида с сохранением видового названия *Balaenoptera bonaerensis* Burmeister, 1867 (по первоописанию). Проблема вида малого полосатика южного полушария и его популяционной структуры попрежнему остается дискуссионной. Решение вопросов видовой идентификации и популяционной изменчивости этого вида желательно с помощью изучения образцов ДНК и других высокоэффективных методов.

КРЫМ, КАК ПОЛИГОН ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ИЗОЛИРУЮЩИХ БАРЬЕРОВ НА ЦЕЛОСТНОСТЬ ВИДА

И.Л. Евстафьев

Крымская Республиканская СЭС, Симферополь, АР Крым, Украина
e-igo@ukr.net

Горно-лесная зона Крымского полуострова представляет собой своеобразный «остров», на территории которого уже многие тысячи лет существуют абсолютно изолированные от основной части ареала, популяции целого ряда видов млекопитающих. В роли изолирующих барьеров по отношению к крымским популяциям млекопитающих выступают водные преграды и открытые безлесные степные и полупустынные пространства. Эти районы характеризуются практически полным отсутствием естественной древесной растительности на фоне жаркого и сухого климата. Благодаря этому, популяции ряда крымских видов оказались отделенными от основной части ареалов многими сотнями километров и не имеют возможности обмена генетическим материалом с особями других «материковых» популяций.

Из насекомоядных, сюда относится малая кутора (*Neomys anomalus* Cabrera, 1907), обитающая в Крыму по долинкам горных ручьев в среднем поясе гор, и малая бурозубка (*Sorex minutus* L., 1766), встречающаяся во всей горно-лесной зоне. Первый вид очень редок, второй имеет повсеместно низкую численность.

Из грызунов изолированные ареалы имеют малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1788), желтогорлая мышь (*Sylvaemus tauricus* Pallas, 1811), обыкновенная полевка (*Microtus obscurus* Eversmann, 1841), черная крыса (*Rattus rattus* L., 1758) и обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L., 1758). Если ареал желтогорлой мыши, как специализированного семяеда древесных пород (дуба, бука, граба) ограничен только горнолесной зоной, то малая лесная мышь, как и обыкновенная полевка по лесополосам и долинам текущих на север крымских рек (особенно тех, берега которых с древесно-кустарниковой растительностью) проникают и в степные районы, но севернее долины р. Салгир (в Красногвардейском и Нижнегорском районах) не проникают.

Ареал обыкновенного хомяка в Крыму приурочен к предгорной зоне, а по интразональным биотопам проникает в горную и степную зоны. Для крымской популяции хомяка характерна синантропизация: он является обычным обитателем городских кварталов.

Естественный ареал черной крысы ограничен довольно узкой полосой южного бережья. При этом не исключен непреднамеренных завоз черных крыс на рыболовецких судах из других регионов мира и их обмен генетическим материалом с крысами местной популяции.

Только в горнолесной зоне обитают такие виды копытных как косуля (*Capreolus capreolus* L., 1758) и эндемичный подвид благородного оленя: крымский олень (*Cervus elaphus brauneri* Charlemagne, 1920). Оба вида копытных встречаются только в лесной зоне и отсутствуют в предгорьях и степи.

Следует упомянуть ряд видов животных, которые были акклиматизированы в Крыму в прошлом столетии, а в настоящее время существующие в природе в виде изолированных популяций.

Белка-телеутка (*Sciurus vulgaris exalbidus* Pallas, 1778) завезена в 1940 г с Алтая, а в настоящее время характеризующаяся некоторыми морфологическими чертами, отличающими крымскую популяцию от коренной алтайской.

На территории Крымского заповедника с 1913 г. существует популяция европейского муфлона (*Ovis musimon* Pall., 1811), завезенного из Аскании-Нова и Корсики.

Таким образом, наличие в Крыму млекопитающих, представленных здесь географически изолированными в течение длительного времени популяциями, дает возможность изучения различных аспектов эволюционных процессов и видообразования, идущих в популяциях, изолированных от основного видового ареала, а горный Крым может служить своеобразным полигоном для таких исследований.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА ПО МАРКЕРАМ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ И ЯДЕРНОЙ ДНК

О.А. Ермаков¹, В.Л. Сурин², С.В. Титов¹

¹ Пензенский государственный педагогический университет, Пенза, Россия

² Гематологический научный центр РАМН, Москва, Россия

oermakov@list.ru

Ареал крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) разделен водотоками крупных рек, в первую очередь Днепра, а также известны его изолированные участки: севернее р. Припяти в Белоруссии, южнее – в Люблинском воеводстве Польши и в Волынской обл. Украины. В составе вида выделяют от 3 (Thorington, Hoffman, 2005) до 5 (Громов и др., 1965) подвидов, относящихся к двум хромосомным формам ($2n=34$ или 36), разделенным р. Днепр. Существование двух форм подтверждено и аллозимными различиями (Кораблев, Фрисман, 1999), и выдвинуто предположение об их видовой самостоятельности. Ранее сведения о молекулярно-генетической изменчивости *S. suslicus* были получены по данным о структуре гена *cut b* (Кораблев и др., 1999) и RAPD-PCR (Цвирка и др., 2003), однако в исследовании не были вовлечены зверьки из крайних западных частей ареала.

Нами изучена частичная последовательность С-региона мтДНК (левый домен, включая переменный фрагмент; 310 пн) 25 экз. из 20 точек: к западу от Днепра – 9 экз. из 9 точек, к востоку – 16 экз. из 11 точек. Генетическая дистанция между западными и восточными популяциями составила 8.0%. Суслики западной части ареала формируют 3 значительно различающиеся (~4.4%) филогруппы, соответствующие географическим регионам и, вероятно, подвидовой структуре: Волыньско-Подольская (Польша, Западная Украина, Белоруссия) – *volhynensis*, Пруто-Днестровская (Молдавия, Юго-западная Украина) – *ognevi*, Одесская – *odessana*. Различия между популяциями из восточной части ареала менее значимы (~2.9%), а выраженная филогеографическая и подвидовая структура не обнаруживается.

Данные о полных последовательностях С-региона (1000 пн), гена *cut b* (1140 пн) и частичной – гена *COI* (657 пн), полученные для 2 экз. из правобережья и 2 экз. левобережья по первому маркеру, 2 и 3 экз. по второму и 3 и 9 экз. по третьему, также указывают на высокий уровень различий между сусликами, обитающими к западу и к востоку от Днепра. Генетические дистанции составили 4.3%, 4.5% и 3.4% соответственно. Приведенный уровень превышает или сопоставим с таковым для всех видов подрода *Colobotis* в любых сочетаниях пар, но меньше чем различия между видами подрода *Citellus*, к которому и относится крапчатый суслик.

Исследуя изменчивость ядерных генов, мы определили полную последовательность интрона 6 гена *r53*, содержащего ID-повтор и поли(T)-тракт у 4 экз. с каждой из частей ареала. В структуре интрона (307 пн) отличия составили 1.3%; более изменчивой и специфичной оказалась Т-концевая структура ID-повтора. У сусликов из восточной части ареала она имеет выраженный регулярный характер из повторяющихся микросателлитных мотивов: $(T_5)G(T_5)G(T_5)G(T_6)$. Поли(T)-тракт западных крапчатых сусликов отличается другим расположением остатков G внутри Т-богатой области: $(T_5)GG(T_{20})$ или $(T_5)GG(T_{12})G(T_4)G(T_4)G(T_9)$.

Таким образом, полученные результаты позволили установить распространение основных генетических линий крапчатого суслика, более обособленных в западной части ареала. Достаточно большая генетическая дистанция между двумя хромосомными формами, обитающими к западу и к востоку от Днепра, указывает на высокий уровень дивергенции между ними.

В работе использовались коллекции ЗМ МГУ, ЗМ ИСЭЖ, В. Лобкова (Одесса) и О. Гондек (Краков). Исследование поддержано ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-20013 гг. (госконтракт № П911).

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ И КРИТЕРИЙ ВИДА У СУСЛИКОВ (SPERMOPHILUS) ЕВРАЗИИ

О.А. Ермаков¹, С.В. Титов¹, В.Л. Сурин², Н.А. Формозов³

¹ Пензенский государственный педагогический университет, Пенза, Россия

² Гематологический научный центр РАМН, Москва, Россия

³ Московский государственный университет им. В.М. Ломоносова, Москва, Россия
oermakov@list.ru

Среди сусликов Евразии выделяют до 16 видов сгруппированных либо в 1 род *Spermophilus* с тремя под родами: *Urocitellus*, *Spermophilus* (= *Citellus*), *Colobotis*, либо в 2 рода – *Spermophilus* и *Urocitellus* (Громов и др., 1965; Thorington, Hoffman, 2005; Helgen et al., 2009). Их родственные отношения изучены недостаточно. Ранее проведенные исследования молекулярной дивергенции сусликов по данным о структуре гена *cyt b* (Harrison et al., 2003; Herron et al., 2004) не охватывали евразийских сусликов в полном объеме форм.

В данной работе на основе секвенирования частичной последовательности митохондриального гена *COI* (657 п.н., ДНК-штрихкод) мы оценивали уровень дивергенции практически для всех форм евразийских сусликов. Полученные данные, в целом, согласуются с существующими представлениями об таксономической структуре рода. Базальное положение с высокой поддержкой монофилии занимают длиннохвостые суслики (*S. undulatus* и *S. parryi*; межвидовая дистанция 5.2%). Клада палеарктических «короткохвостых» сусликов (подроды *Spermophilus* и *Colobotis*) также подтверждена достаточными индексами бутстрепа (81–88%). Внутри клады полностью поддерживается монофилия пустынно-степных сусликов подрода *Colobotis* (*S. fulvus*, *S. major*, *S. erythrogeus* s.l., *S. pallidicauda*, *S. relictus* s.l.) со средней межвидовой дистанцией 2.2%. Существование подрода *Spermophilus* не подтверждается, т.к. остальные палеарктические виды – *S. citellus*, *S. suslicus*, *S. xanthopymnus*, *S. dauricus*, *S. alascanicus* и *S. pygmaeus* формируют собственные длинные ветви без статистической поддержки. При этом они отличаются высоким, по сравнению с *Colobotis*, межвидовым уровнем дивергенции, составляющим в среднем 8.1%.

В ряде случаев результаты анализа подтвердили имеющиеся сведения о существовании в Палеарктике морфологически близких форм считавшихся конспецифичными. Так, краснощекий суслик в широком понимании оказался не монофилетичен, а распадается на следующие формы со средней дистанцией 2.7%: *erythrogeus* (правобережье Иртыша), *brevicauda* (= *carruthersi*?) (от восточного берега Балхаша до Зайсанской котловины), *intermedius* (от Казахского мелкосопочника до Чуилийских гор), а также форма неясного статуса с Салаирского кряжа. Подтверждается существование как минимум двух форм реликтового суслика: *relictus* и *ralli* (по-видимому, третьей формой, судя по структуре фрагмента С-региона мтДНК, могут являться реликтовые суслики Гиссарского хребта). Кроме того, ДНК-штрихкоды поддерживают глубокую дивергенцию между экземплярами из западных и восточных частей ареала для малого, крапчатого и длиннохвостого сусликов (межгрупповые дистанции 2.9, 3.5 и 3.2 % соответственно).

Таким образом, значения межвидовой дивергенции даже в пределах одного рода *Spermophilus* значительно различаются – от минимальных, в случае подрода *Colobotis*, до максимальных для *Spermophilus*. Возможным вариантом объяснения этого противоречия может служить возраст палеоостатков – длиннохвостые суслики известны на Евразийском континенте около 2.5 млн лет назад; и только позднее (2.0–1.7 млн л.н.) в летописи появляются представители короткохвостых сусликов (Агаджанян, 2006).

Исследование поддержано ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 гг. (госконтракт № П911).

ИЗОЛИРУЮЩИЕ БАРЬЕРЫ ДЛЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ

О.А. Жигальский

*Институт Экологии растений и животных УрО РАН
zig@ecology.uran.ru*

При совместном обитании экологически близких видов между ними могут возникать различные взаимоотношения, хорошо исследованные в рамках классической экологии. Все они, за исключением конкуренции, не приводят к взаимному или одностороннему сдвигу ниш, сопровождающемуся полным или частичным пространственным взаимоисключением, снижением скорости роста популяции, снижением общей численности и репродуктивного успеха. Интенсивность межвидовых отношений связана с качеством биотопа и его типичностью для каждого входящего в состав населения вида, степенью экологической близости видов, синхронностью их активности и целым рядом других факторов. Для многих экологически близких видов наземных позвоночных довольно часто встречается их взаимоисключающее пространственное распределение. В исследовании проведен комплексный анализ структурно-функциональной организации и пространственно-временных взаимоотношений симпатрических видов (полевка-экономка, красная и красно-серая полевки) на территориях, различающихся по типу их функционального назначения для животных (станции переживания, зоны временного расселения и транзитные зоны). Исследования проведены в районе горного массива Ирмель (1979-1981 гг.) на четырех одногектарных площадках мечения, расположенных в трех высотных поясах. Показано, что численность и демографическая структура для каждой пары видов на всех площадках различаются, а их динамика синхронна. Перекрытие пищевых ниш красной и красно-серой полевок низко, поэтому не может быть причиной пищевой конкуренции. Распределение полевок разных видов на площадках, как правило, независимо, но имеет особенности, зависящие от типа использования территории животными. Для каждого вида на различных площадках выявлены наиболее предпочитаемые микроучастки, что позволяет видам избегать конкуренции.

В природных условиях у мелких млекопитающих обнаруживается целый арсенал приспособлений, способствующих снижению конкуренции: предпочитаемость местообитаний; различия в спектрах питания, подвижности и суточной активности; взаимное избегание при встречах и др. Кроме того, имеются особенности динамики численности, и расхождения во времени демографических процессов у совместно обитающих видов. Пространственное и временное разделение ресурсов среды контролируется механизмами, выработанными в ходе эволюции сообщества. Каждый вид занимает экологическую нишу, характерную только для него, что в итоге приводит к ослаблению конкуренции, так как другие виды занимают местообитания, наиболее характерные для них. Механизмы экологической изоляции симпатрических видов настолько надежны, что многолетние изменения их численности могут быть синхронными.

Совместно обитающие виды в экосистеме используют возможности среды с минимальной конкуренцией между собой и с максимальной биологической продуктивностью, при этом пространство заполняется с максимальной плотностью. В такой ситуации оба вида могут сосуществовать в предпочитаемом каждым из них участке среды, что позволяет им избежать конкурентного вытеснения. Естественные местообитания всегда неоднородны, причём часто такая неоднородность допускает некоторую экологическую сегрегацию симпатрических видов, а следовательно, непрерывное сосуществование видов. Следует уточнить, что в данном случае речь идет о пространственном разобщении, а не об изоляции. В тех случаях, когда этот механизм оказывается недостаточным для эффективного разделения экологического пространства, в действие вступает трофическая и, частично, временная дифференциация между экологически близкими видами.

ПОСЛЕДСТВИЯ РАССЕЛЕНИЯ СИБИРСКОЙ КОСУЛИ (*CAPREOLUS PYGARGUS*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА МТДНК

Е.Ю. Звычайная, М.В. Холодова, А.А. Данилкин

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Ареал сибирской косули (*Capreolus pygargus*) в позднем голоцене простирался на запад вплоть до Днепра, а отдельные особи или группы вполне могли проникать в Центральную Европу, где обитала европейская косуля (*C. capreolus*). Репродуктивные барьеры и многочисленность европейской косули не благоприятствовали сохранению здесь генофонда сибирской косули, однако в природе иногда появлялись особи с рогами «сибирского типа». В XIX – начале XX вв. эти копытные были почти полностью уничтожены человеком на территории Восточной Европы. В 30–80-е годы XX в. европейская косуля естественным путем заселяет все западные, центральные и южные области европейской части России и распространяется почти до Волги. В это же время в Восточной Европе искусственно расселяют более 3,5 тыс. европейских и сибирских косуль с целью «освежения крови и повышения качества охотничьих трофеев» (Данилкин, 1999, 2006). Генетические последствия этой масштабной работы неизвестны.

Мы провели молекулярно-генетический анализ контрольного региона мтДНК 72 образцов, собранных в современном ареале *C. capreolus* и 90 образцов *C. pygargus*. Общая длина выравнивания составила 934 н.п. Выявлено 104 изменчивые позиции, 79 из них – парсимониально информативны. Взвешенная генетическая дистанция между видами составляет 3,5%. Для сибирской косули описано 39 гаплотипов, для европейской – 51, внутривидовая нуклеотидная изменчивость – 1 % и 0,9% соответственно. Анализ внутривидовой изменчивости европейской и сибирской косуль не позволяет выявить четкого соответствия между гаплотипическим составом и географической привязанностью животных. Кроме того, 11 особей, обитающих в пределах современного ареала европейской косули, несли гаплотипы мтДНК сибирской косули. Наибольшее количество таких животных (6) обнаружено в Брянской области; 2 – в Московской (Приокско-Террасный заповедник), 1 – в Псковской и 2 – в Белоруссии. Уровень внутривидовой изменчивости для этих 11 животных не превышает 0,1%. В выравнивании последовательностей выявлено 4 переменных сайта, 2 инсерции/делеции в местах мононуклеотидных повторов и 1 уникальная делеция (1 н.п.), объединяющая три особи. Наличие четырёх разных гаплотипов в составе этой группировки свидетельствует о сохранении в популяции, как минимум, четырёх материнских линий сибирской косули. Невысокий уровень изменчивости может говорить о принадлежности этих животных к потомкам сибирских косуль, завезенных из одного региона. Близкие к ним гаплотипы зарегистрированы у образцов *C. pygargus* из Свердловской, Курганской, Оренбургской областей и из Казахстана. Принадлежат ли современные животные, несущие мтДНК *C. pygargus*, к гибридам, чистым сибирским косулям, или мы наблюдаем явление интрогрессии мтДНК сибирской косули? Это, надеемся, покажут дальнейшие исследования.

Работа выполнена в рамках программы ОБН РАН «Генофонды и динамика генофондов» и Федеральной программы «Научно- педагогические кадры инновационной России» грант N 2009-1.1-141-063-021.

О ВЕРОЯТНЫХ РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ ОБЫКНОВЕННЫХ И ОБЩЕСТВЕННЫХ ПОЛЕВОК

Т.А. Зоренко

Биологический факультет Латвийского университета, Рига, Латвия
zorenko@lanet.lv

Систематическое положение и родственные связи общественных полевок до настоящего времени остаются неясными не только в отношении видов, но и в целом всей группы. По мнению некоторых авторов несомненна близость подродов *Sumeriomy*s и *Microtus* и разделение их не оправдано. Поэтому общественных полевок помещают в подрод *Microtus* (Niethammer, Krapp 1982). Загороднюк (1990) рассматривает их как самостоятельную группу “socialis” в пределах рода *Microtus*. Такой взгляд в известной мере оправдан. В плейстоценовых захоронениях видовая принадлежность ископаемых полевок определяется только как *arvalis-socialis* (Громов, Ербаева 1995). Молекулярные исследования также доказывают близость представителей двух групп видов (Jaarola et al. 2004; Galewski et al. 2006). Целью данной работы было сравнение видов общественных и обыкновенных полевок по поведенческим признакам. В пределах группы «arvalis» рассмотрены четыре вида: *M.arvalis* (5 популяций), *M.rossiaemeridionalis* (5 популяций), *M.kirgisorum* (2), *M.transcaspicus* (2). Монгольская полевка *M.mongolicus* исключена мной из данной группы и отнесена к подроду *Alexandromys* (Зоренко 1990, 2007). Из общественных полевок изучены *M.hartengi*, *M.schidlovskii*, *M.paradoxus* и 5 подвидов *M.socialis*.

Этологические исследования (половое и маркировочное), с последующим применением кластерного анализа показали, что палеарктические полевки четко разделяются на подроды *Alexandromys* и *Microtus*. Общественные и обыкновенные полевки образуют отдельный кластер. По сравнению с представителями *Alexandromys* у них заметно отличается модель спаривания, которая, как доказано экспериментально, влияет на такие параметры репродукции как наступление овуляции, трансплантации зиготы и количество детенышей. Так, у них увеличивается количество интромиссий, и соответственно количество толчков, приходящееся на каждую интромиссию. В то же время уменьшается уровень генитальной стимуляции. Отмечены также отличия в ряде временных параметров. Претерпевает изменения и маркировочное поведение. У обыкновенных и общественных полевок нет бедренных желез, поэтому у них не формируется поведение с нанесением секрета этих желез на субстрат. Упрощено также социальное поведение.

Для разных видов обыкновенных и общественных полевок отмечена специфика поведения, позволяющая идентифицировать каждый вид, в то же время у представителей двух групп обнаружено существенное сходство. Для видов из одного региона различия менее значимы. Так, параметры спаривания у *M.paradoxus* и *M.transcaspicus* из Центрального Копетдага различаются лишь по 3 признакам из 8. Сходная тенденция показана и у *M.schidlovskii* и *M.arvalis* из Армении. Напротив, большая дивергенция отмечена для географически удаленных *M.kirgisorum* и *M.rossiaemeridionalis* по отношению к видам общественных полевок. Этот факт позволяет думать, что специфика спаривания не включается в качестве изолирующего механизма у этих пар видов. Большие различия для изолированных видов может, вероятно, объясняться плейотропным эффектом.

Проведенное сравнение по поведению позволяет говорить о близости двух групп полевок и возможном объединении их в один подрод. Не исключено, что важнейшим эволюционным импульсом в становлении обыкновенных и общественных полевок была конкуренция между предковыми формами, что привело к биотопическому расхождению видов *socialis* (в степную зону) и *arvalis* (в зону увлажненных лугов) с последующим формированием у них различий в морфологии и экологии.

**ПРОБЛЕМЫ МАКРО- И МИКРОЭВОЛЮЦИИ ПОЛЕВОК ГРУППЫ
«CALOMORUM» (RODENTIA, MICROTINAE)**

**И.В. Каргавцева¹, И.Н. Шереметьева¹, Э. Харинг², Л.Л. Войга³, А.В. Рябкова⁴,
Е.В. Коновалова¹, М.С. Авдеевко¹**

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия, ² Музей естественной истории, Вена А-1014, Австрия, ³ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия,

⁴ Хабаровская противочумная станция Роспотребнадзора, Хабаровск 680031, Россия
Irina-kar52@rambler.ru

Группа «calomorum» объединяет виды серых полевок рода *Microtus* Schrank 1798, таксономическое положение которых было уточнено после комплекса зоологических и хромосомных исследований (Мейер и др., 1996). В эту группу входят морфологически сходные, но кариологически четко дифференцированные виды, распространенные в лесной и лесостепной зонах территории России от берегов Байкала до Тихого океана: полевка Максимовича - *M. maximowiczii* (2n=36-44, NFa=50-60), дальневосточная полевка - *M. fortis* (2n=52, NFa=62-64), муйская полевка - *M. muijanensis* (2n=38, NFa=46-48), эворонская полевка - *M. evoronensis* (2n=38-40, NFa=51-54), полевка Громова - *M. gromovi* (2n=44, NFa= 58) и сахалинская полевка - *M. sachalinensis* (2n=50, NFa=60) (Мейер и др., 1996, наши данные). Первые два вида обитают также в Монголии и Северо-Восточном Китае.

Кариологические различия видов позволяют допустить, что макроэволюционные процессы сопровождалась хромосомными перестройками. Для двух видов - муйской полевки, запертой в Муйско-Чугчагырской равнине высокими хребтами и островной сахалинской полевки аллопатический путь видообразования не вызывает сомнения. Для эворонской полевки, обнаруженной в нижней части бассейна реки Амур, трудно найти объяснения для географического видообразования. Границы ареала этого вида не исследованы. Полевка Громова, недавно поднятая в ранг вида, из подвида полевки Максимовича, не исследована вовсе. Мы не знаем ни границы ареала этого вида, ни филогенетические связи с видами исследуемой группы. В результате предварительных кариологических исследований показано большое сходство с полевкой Максимовича (Sheremetyeva et al., 2009), но эти данные не могут говорить о времени стабилизации кариотипа. Данные контрольного региона мт ДНК (930 пн) позволили показать высокую степень сходства одних исследованных нами видов, и низкую других.

Для хромосомно-полиморфного вида *M. maximowiczii* на филогенетических деревьях нами обнаружены три группы: «западная», «южная» и «восточная». В «западную» филогруппу вошли особи, отловленные в дельте р. Селенга (берег оз. Байкал) и в Сохондинском заповеднике (юг Забайкальского края), в «южную» – особи, отловленные на юго-востоке Забайкальского края, а в «восточную» – особи северной части Забайкальского края и нижнего течения р. Амур. Показана согласованность результатов изменчивости контрольного региона мт ДНК с кариологической дифференциацией пяти хромосомных форм *M. maximowiczii* (Kartavtseva et al., 2008).

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ 06-04-48969а, 08-04-10121к; грантов ДВО РАН: 09-Ш-А-06-168, 09-П-УО-06-005 и 09-П-СО-06-007.

**ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДА *COELODONTA ANTIQUITATIS*
BLUMENBACH, 1799 (*ARTIODACTYLA: RHINOCEROTIDAE*)
В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОМ ОСВЕЩЕНИИ**

А.Н. Ковальчук

*Сумской государственной педагогической университет им. А.С.Макаренка, Сумы, Украина
Biologist@ukr.net*

На данном этапе развития палеонтологических исследований особенно важным является изучение путей видообразования отдельных представителей фаунистических комплексов прошлых геологических эпох, известных лишь в ископаемом состоянии. Эта проблема переплетается с другой, не менее важной и такой же дискуссионной, – значением биологического вида в палеонтологии, то есть отношением этой категории к рецентным видам в контексте содержания и объема (Громова, 1959). Исходя из современных этапов деградации биосферы, проявляющихся в превышении среднего темпа вымираний современных видов по сравнению с палеонтологической летописью (Алтухов, 1997), эти проблемы приобретают чрезвычайную значимость и являются весьма актуальными.

На протяжении плейстоцена под влиянием климатических факторов сформировался мощный фаунистический комплекс, охватывающий различные систематические группы животных (как ныне существующих, так и на данный момент вымерших) и распространившийся на свободной ото льда территории Евразии и Северной Америки – так называемая “мамонтовая” фауна (Ковальчук, 2009). В состав этого териокомплекса, наряду с другими представителями мегафауны входил и шерстистый носорог, являющийся важным эдификатором лесных экосистем плейстоцена (Пидопличка, 1940; Смирнова, 2006).

Этот вид был описан П.С. Палласом в 1772 году как *Rhinoceros lenensis*, однако позже получил новое научное название – *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799 (Алексеев, Стародубцева, 2008). Относительно географического распространения вида, ископаемые остатки шерстистого носорога обнаружены в отложениях среднего и позднего плейстоцена на всей территории Русской равнины, в Монголии, Северном Китае и Европе, кроме Скандинавского полуострова (Громов, Баранова, 1981; Чубур, 1993; Kowalski, 1959; Owen, 1846).

Несмотря на это, до сих пор окончательно не установлено происхождение этого вида (Верещагин, 1979). Ситуация усугубляется тем, что в одно время с *C. antiquitatis* сосуществовали морфологически сходные виды, число которых, по разным оценкам, варьировало от двух до четырех и более (Нидерле, 1898; Lacombe, 2004).

Сегодня наиболее фактически обоснованной и теоретически взвешенной представляется версия о центральноазиатском происхождении шерстистого носорога (Верещагин, 1979; Гарутт, Метельцева, Тихомиров, 1970). В пользу этой гипотезы говорит тот факт, что в Нихэвани (Северный Китай), в отложениях, соответствующих европейскому виллафранку, были найдены остатки более примитивного представителя рода *Coelodonta*, и в то же время морфологически сходных с аналогичным материалом по шерстистому носорогу. Остатки этого вида были описаны Г.Д. Кальке как *Coelodonta nihowanensis* (Гарутт, Метельцева, Тихомиров, 1970).

Из этого района предположительно началось распространение вида на север и запад, и уже во второй половине плейстоцена (рисс-вюрм – RW – W) ареал шерстистого носорога охватывал всю перигляциальную зону Евразии. Таким образом, именно экология вида определила процесс его формирования, распространения и дальнейшего вымирания в конце плейстоцена (вюрм III).

ИНТРОДУКЦИЯ И ЦЕЛОСТНОСТЬ ВИДА

Н.П.Кораблев¹, М.П. Кораблев², П.Н. Кораблев³

¹ ФГОУ ВПО Великолукская ГСХА, Великие Луки, Россия,

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,

³ Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская обл., Россия
cranlab@gmail.com

В первой половине XX столетия на Европейской территории России было положено начало уникальному эксперименту по интродукции не свойственных ранее или утраченных элементов биологического разнообразия. Среди них интродуцированы чужеродные виды енотовидная собака (*Nictereutes procyonoides*), американская норка (*Mustela vison*), реинтродуцирован европейский бобр (*Castor fiber*). Транслокация ограниченного числа особей включает механизмы, являющиеся катализаторами микроэволюционного процесса, важнейшие из них: географическая изоляция, случайный набор частот аллелей, инбридинг. Вопрос о том, способствует ли интродукция видообразованию, сводится к оценке темпов и направлений микроэволюционных процессов в возникших поселениях, которые можно оценить на основе сравнительного анализа фенетической и морфологической характеристик материнской и дочерних популяций.

Изучению фенетическими (фенетические дистанции, степень и структура внутрigrуппового разнообразия, стабильность онтогенеза) и краниометрическими (дисперсионный, дискриминантный, кластерный) методами подвергнуты 9 выборки черепов бобра (N=740), 6 выборки енотовидной собаки (N=362) и 6 американской норки (N=277). Анализ структуры фенофонда свидетельствует, что лишь у бобров произошла смена 6 доминирующих фенотипов (27%) на фены с близкой частотой. У всех рассматриваемых видов появление новых вариаций признаков не приводит к их закреплению со значимой частотой.

Дискриминантный анализ объединяет выборки из дочерних популяций в достаточно компактные группы. Исключением является группа черепов енотовидной собаки Дарвинского заповедника, которая испытала вторичную географическую изоляцию и дважды прошла стадию «бутылочного горлышка». Это произошло, вероятно, в период наполнения Рыбинского водохранилища, превратившего территорию заповедника в полуостров.

Вторым исключением является группировка американской норки, ведущая происхождение от клеточных животных, сбжавших из зверохозяйств. Крупные размеры этих норок контрастируют с более мелкими размерами зверей, происходящих от выпущенных в дикую природу животных. Смена родового названия американской норки, акклиматизированной в России с *Mustela* на *Neovison* свидетельствует не об образовании нового вида, а скорее о его морфологической неопределенности.

Дивергенция морфологических признаков в изолированных поселениях интродуцентов вписывается в концепцию полиморфизма видов и нивелируется при смыкании отдельных колоний в метапопуляции. Интродукция видов является моделью катастрофического, резкого снижения численности популяции. При этом в отличие от постепенной гомогенизации животных в малочисленной популяции, генотипы особей-основателей новой колонии не успевают растерять запаса изменчивости. Большой запас генетической изменчивости в природных популяциях является важнейшим фактором, способствующим поддержанию гетерозиготности на уровне, достаточном для преодоления инбредной депрессии в период формирования реинтродуцированного поселения животных. Гетерогенность исходной популяции поддерживает генетическую «память», препятствующую образованию новых морфологических форм без резких изменений условий среды обитания и без направленного (селекция) или опосредованного (изменение целостности ландшафта) антропогенного воздействия.

ХАРАКТЕР ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ В НАДВИДОВОЙ ГРУППЕ МАЛОГО *SPERMOPHILUS PYGMAEUS* И ГОРНОГО *S. MUSICUS* СУСЛИКОВ ПО КОМПЛЕКСУ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

В.П. Корablёв¹, Л.В. Фрисман^{1,2}, М.В. Цвирка¹

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток,

² Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия
korablev@ibss.dvo.ru

Таксономическое взаимоотношение малого (*Spermophilus pygmaeus*) и горного (*S. musicus*) сусликов, в связи с аллопатричностью их ареалов и значительной географической изменчивостью по ряду признаков у малого суслика, до настоящего времени остается спорным. Недавние работы по молекулярно-генетическим (Ермаков и др., 2006) и акустическим характеристикам (Никольский и др., 2007) показали дифференциацию малого суслика с левого и правого берегов Волги и близость горного суслика с малым правобережным, что позволило авторам считать горного суслика подвидом малого. В настоящем исследовании проведено сравнение уровня цитогенетической, аллозимной и молекулярной (RAPD-PCR) дифференциации в группах близких видов *S. pygmaeus* – *S. musicus* и *S. suslicus* – *S. odessanus*.

Цитогенетические исследования *S. pygmaeus* - *S. musicus* из ранее изученных и новых локалитетов показали стабильность различий по локализации гетерохроматина в кариотипах малого и горного сусликов, но заметную географическую изменчивость по активности районов ядрышкового организатора (РЯО) на определенных хромосомах. В двух локалитетах с правобережья Волги у малого суслика усредненное число РЯО было равно 5,9 и 5,25. На левом берегу Волги в двух ближних локалитетах – 5,04 и 5,07. В Казахстане (Кзылординская и Актюбинская обл.) среднее число РЯО = 4,7. В Дагестане из окрестностей с. Сергокала РЯО выявлялись на 4,85 хромосомах. У горного суслика из окр. п. Эльбрус в выборках 1981 и 1992 годов количество хромосом с РЯО равнялось 4,1 и 4,47. В поселении из Ирикского ущелья (5 км от п. Эльбрус) РЯО = 5,4.

При электрофоретическом исследовании белков горного и малого сусликов обнаружен только один локус (из 25) – трансферрин, не имеющий общих аллелей в выборках этих таксонов. Разнохромосомные виды (=кариоформы) крапчатого суслика различаются между собой более значимо. Обнаружено два локуса (из 25) - альбумин и трансферрин, разделяющие *S. suslicus* и *S. odessanus* (Фрисман и др., 1999). Виды крапчатого суслика отличаются от малого по трем локусам (альбумин, трансферрин, изоцитратдегидрогеназа).

Результаты RAPD-PCR анализа этих видов сусликов (не исследованы правобережные малые суслики) показали, что по параметрам генетического разнообразия (G_{st} , D) и кластеризации на филогенетических реконструкциях уровень молекулярной дивергенции малого и горного сусликов несколько ниже уровня различий между крапчатым и подольским сусликами (Цвирка и др., 2003). Результаты данного исследования указывают на дивергенцию горного и малого сусликов по всем рассматриваемым типам признаков. Различия дискретны, но относительно невелики, что предполагает соответствие горного суслика таксономическому статусу высоко дифференцированного подвида малого суслика, либо статусу самостоятельного вида. Определенность может быть достигнута лишь при выяснении степени репродуктивной изоляции между этими аллопатрическими формами.

МЕХАНИЗМЫ ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ ГРЫЗУНОВ: ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ

Е.В. Котенкова, А.В. Амбарян, В.В. Вознесенская

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
ekotenkova@yahoo.com

Репродуктивная изоляция близкородственных форм служит одним из основных показателей их видовой самостоятельности. Традиционно исследователи рассматривали видовое распознавание, выбор полового партнера и половой отбор как самостоятельные проблемы коммуникации животных. С начала 90-х годов наметилась тенденция к изучению этих проблем не только в тесной взаимосвязи (Ryan, Rand, 1993), но и в связи с анализом и разработкой концепции механизмов изоляции, причем с учетом влияния экологических факторов на эволюцию характеристик сигналов и воспринимающих их систем (гипотеза сенсорного драйва, Endler, 1992). Для ряда близкородственных видов животных, у которых ведущая роль в коммуникации принадлежит визуальным и акустическим сигналам, детально исследованы структурные характеристики сигналов, механизмы их восприятия на уровне рецепторов а также пути передачи и обработки входящей сенсорной информации в разных отделах ЦНС. Получены «синтетические» сигналы, вызывающие адекватные поведенческие реакции у представителей своего вида. Степень изученности этих проблем у тех видов млекопитающих, у которых ведущая роль в коммуникации принадлежит обонятельным сигналам, пока не позволяет делать обобщения такого уровня. Это обусловлено недостаточностью знаний в области химической идентификации сигнальных веществ (феромонов), их сенсорного восприятия и других ключевых вопросов химической коммуникации животных. Цель настоящего сообщения – обобщение и анализ собственных и литературных данных по изучению прекопуляционных механизмов изоляции у грызунов и построение модели их действия на разных функциональных уровнях организации живых систем.

На основании собственных данных, полученных при исследовании механизмов прекопуляционной этологической изоляции у разных видов домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.; полевок рода *Microtus* группы «*arvalis*», а также данных литературы, нами предложена блок-схема, объясняющая действие механизмов прекопуляционной этологической изоляции у грызунов. Показано, что для ряда видов грызунов первичный сенсорный анализ биологической значимости сигнала протекает на уровне рецепторной ткани. При восприятии сигнала рецептивной самки своего вида у самцов возрастает уровень тестостерона в плазме крови, что может стимулировать проявление полового поведения. Однако на восприятие сигнала от потенциального полового партнера и поведение в ответ на этот сигнал существенное влияние (вплоть до блокировки) оказывают сексуальный и социальный опыт животного, уровень стресса и ряд других факторов. Прекопуляционная изоляция симпатрических видов может обеспечиваться всем комплексом поведенческих взаимодействий потенциальных половых партнеров. При этом репродуктивная изоляция может рассматриваться как результат нарушения коммуникации между потенциальными половыми партнерами разных видов. В свою очередь, нарушение коммуникации может быть следствием несоответствия видоспецифической схемы полового поведения нескрещивающихся в природе видов. В формировании таких различий существенную роль могут играть особенности экологии и социальной организации близкородственных видов.

Таким образом, у нескрещивающихся в природе симпатрических видов надежность изоляции обеспечивается ее многократным дублированием на разных уровнях: от разницы в рецепторном коде сигнала до различий в поведении. Поддержано РФФИ 07-04-00525-а.

МОЛЕКУЛЫ И МОРФОЛОГИЯ В СИСТЕМАТИКЕ РУКОКРЫЛЫХ: РАСХОЖДЕНИЕ ВО ВЗГЛЯДАХ

С.В. Крусков¹, И.В. Артюшин²

¹Н-И Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, kruskop@zmtti.msu.ru

²Кафедра зоологии позвоночных Биологического факультета Московского государственного
университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

Многочисленные в последнее десятилетие работы по таксономии ряда групп рукокрылых не только «расставили по местам» многие спорные таксоны и привели к описанию новых видов, но и породили ряд несоответствий между молекулярной и морфологической системой. Примерами могут служить существование в Европе двух морфологически неразличимых «видов» комплекса *Pipistrellus kuhlii* и при этом – генетическая идентичность одного из них с морфологически отличным *P. deserti*; идентичность мтДНК кожанов *Eptesicus serotinus* и *E. nilssonii*, ночниц *Myotis myotis* и *M. blythii* (напр., Mayer et al., 2007); недавно показанная генетическая идентичность *Scotophilus nigrata* и ряда популяций *S. dinganii* (Trujillo et al., 2009) и т. п.

Ситуация с *E. nilssonii* и *E. serotinus* с очевидностью объясняется давней гибридизацией между этими линиями (Artiushin et al., 2009). Однако это не дает объяснения положению в системе рода комплекса *E. nilssonii*, резко отличного морфологически от прочих, в целом довольно однообразных, видов *Eptesicus*.

«Перемешивание» морфологических типов мы наблюдаем и в роде *Plecotus*, где в паре весьма сходных видов *P. auritus* и *P. ognevi* второй оказывается сестринским к формам, обладающим синдромом признаков иной генетической линии. Если подобная ситуация также объясняется заимствованием чужеродной ДНК, то встает вопрос о видовом статусе отдельных форм и их распределении по комплексам видов, и утверждение о сугубо западно-палеарктическом распространении комплекса «austriacus» может быть поставлено под сомнение.

Во время работы в рамках проекта Barcoding of Life было выявлено несколько случаев несоответствия предполагаемого ранга таксона и степени дивергенции линий по мтДНК среди палеарктических и тропических видов. Среди последних большой интерес представляет случай генетической идентичности двух восточноазиатских ночниц, *Myotis laniger* и *M. annamiticus*, каждая из которых обладает определенным синдромом морфологических признаков, включая различные типы строения нижних моляров. В целом видовая группа «siligorensis» уникальна наличием межвидовой изменчивости строения талонида; в иных случаях это признак по меньшей мере родового уровня. Локальное распространение *M. annamiticus* позволяет предположить как гибридогенное происхождение этой формы, так и быструю эволюцию изолированной популяции, включая реверсию в строении талонида..

Среди палеарктических форм следует отметить отсутствие известных генетических различий между выделяемыми аллопатрическими подвидовыми формами у остроухих ночниц (*Myotis blythii altaicus* и *M. b. blythii*), поздних кожанов (*E. serotinus turcomanus* и *E. s. serotinus*) и сибирских трубносонов (*Murina hilgendorfi sibirica* и *M. h. ognevi*). Вероятно, в этих случаях скорость морфологической эволюции (в ходе адаптации к послеледниковым условиям?) превышала скорость накопления генетических различий. У *E. nilssonii*, напротив, выявлены две сравнительно глубоко дивергировавшие генетические линии, морфологических различий между которыми найти не удалось.

Мы искренне благодарим за помощь А.В. Борисенко, Н.В. Иванову, В.С. Лебедева, А.А. Банникову, Дж. Игер.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ 09-04-00283-а.

НАСТОЯЩИЕ ЛЕММИНГИ ЕВРАЗИИ

И.А. Кузнецова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
kuznetsova@ipae.uran.ru

Согласно систематике современных млекопитающих (Павлинов, 2003), род настоящих (обыкновенных) леммингов *Lemmus* Link 1795 включает 4 вида: *lemmus* Linnaeus, 1758 (норвежский), *sibiricus* Kerr, 1792 (сибирский), *trimucronatus* Richardson, 1825 (бурый), *amurensis* Vinogradov, 1924 (амурский). Объединение всех леммингов, обитающих от Белого моря до Колымы, на островах Новосибирских и Врангеля, в один вид обязано отсутствию очевидных морфотипических различий, а также кариотипической стабильности рода. Однако, еще в восьмидесятые годы в экспериментальном виварии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) было проведено многолетнее комплексное исследование биологии и репродуктивной изоляции настоящих леммингов с Кольского п-ва (*L. lemmus*), п-ва Ямал (*L.s.sibiricus*), Ю. Якутии (*L.amurensis*), о. Врангеля (*L.portenkoi*), Чукотки (*L.crysogaster*) и Камчатки (*L.flavenses*), результаты которого не согласуются с существующим определением евразийских представителей рода. Фотокалориметрический анализ окраски меха исследованных форм настоящих леммингов показал несомненную их, за исключением норвежского, близость. Характер рисунка в окраске спины в целом схож, вместе с тем представители каждой формы имеют свои отличия: рисунок норвежского лемминга контрастно выражен, у леммингов о. Врангеля черная полоса вдоль спины размыта, у ямальского отчетливо видны светлые пятна за ушами, разделенные четкой черной полосой, камчатский же отличается ярко выраженными рыжими «щечками», амурский имеет наименее выраженный рисунок. Лемминг о. Врангеля самый крупный, вес его тела превышает вес тела норвежского и ямальского более, чем в 2 раза, и в три раза – камчатского и якутского (амурского). При лабораторном разведении различий между формами в характере размножения не обнаружено: животные способны к успешному спариванию в течение всего года, различия в интенсивности размножения и величине выводка по сезонам незначительны. При лабораторном скрещивании животных из различных колоний получены следующие результаты. Подтверждена видовая самостоятельность *L.crysogaster*: при скрещивании его с остальными формами в одном из реципрокных вариантов происходит достоверное снижение интенсивности размножения и плодовитости, гибридные самцы первого поколения стерильны. При скрещивании норвежского, ямальского, якутского (амурского), камчатского и врангелевского леммингов во всех вариантах, включая возвратные скрещивания, получено полноценное гибридное потомство (фертильны и самцы, и самки). Полученные результаты свидетельствуют о несомненной видовой самостоятельности *L.crysogaster*, обитающего на Чукотке, и о относительно равном уровне различий между остальными исследованными формами настоящих леммингов Евразии *L. lemmus*, *L.s.sibiricus*, *L.amurensis*, *L.flavenses* и *L.portenkoi*. Учитывая же, что желтобрюхий лемминг, обитающий на Чукотке, (*L.crysogaster*) по многим признакам схож с североамериканским (*L.trimucronatus*), возможно предположить разделение рода настоящих леммингов на 2 группы, в первую из которых войдут норвежский, сибирский, якутский (амурский), камчатский и врангелевский лемминги, во вторую – желтобрюхий, обитающий на Чукотке, и настоящие лемминги Аляски. Дальнейшее уточнение таксономического статуса евразийских представителей рода *Lemmus* требует дополнительных исследований.

ХАРАКТЕРИСТИКА ГИБРИДОВ БОЛЬШОГО (*SPERMOPHILUS MAJOR*) И КРАПЧАТОГО (*S. SUSLICUS*) СУСЛИКОВ ПО КОМПЛЕКСУ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И БИОАКУСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Ан.А. Кузьмин¹, С.В. Титов²

¹Пензенская государственная технологическая академия, Пенза

²Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского, Пенза
kuzmin-puh@yandex.ru

Определение видовой принадлежности или гибридного происхождения особей из контактных поселений близкородственных видов с использованием набора видоспецифических признаков позволяет уменьшить количество ошибок идентификации особей, объясняемых сложными механизмами наследования гибридами признаков родительских видов (Шмыров, Титов, 2008).

Целью работы – установление особенностей наследования гибридами большого и крапчатого сусликов специфических признаков родительских видов: морфологии тела (параметры тела и окраска меха) и звуковой сигнализации особей (предупреждающий об опасности сигнал).

Материалом работы послужили данные многолетних (2004–2009 гг.) стационарных исследований совместного и гибридного поселения большого и крапчатого сусликов (с. Смышляевка, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл. и пос. Молодежный, Цивильский р-н, Чувашия). За период исследований было отловлено и генетически паспортизировано 376 сусликов, в том числе 208 больших, 121 крапчатых и 47 гибридов. Морфологические исследования включали оценку окраски особей (спины и верха головы) и морфометрические промеры. Анализ записанных у каждого зверька звуковых сигналов проводился по пяти показателям: начальной, максимальной и конечной частоте, частотной модуляции, (кГц) и длительности (мс). Проанализировано 514 криков особей *S. major* (n = 46), 113 – *S. suslicus* (n = 30) и 607 – гибридных зверьков (n = 19).

Дискриминантный анализ морфометрических показателей (длина тела, хвоста и плюсны) сусликов из контактных поселений выявил достоверные различия гибридов и особей родительских видов. Первая (DF1) дискриминантная функция (99% объясненной дисперсии) связана с уменьшением длины плюсны (–0.954). Положение эллипсов рассеивания показателей гибридов и особей родительских видов указывает на промежуточный характер наследования морфологических признаков первыми. Выявленный широкий размах изменчивости выборки гибридов объясняется преобладанием в гибридной популяции возвратных скрещиваний.

Дискриминантный анализ показателей окраски сусликов из контактных поселений также выявил достоверные отличия гибридов от особей родительских видов. DF1 (85%) связана с общим усилением яркости окраски (красный оттенок – 0.640, зелёный – 0.770, синий – 0.689). Вторая дискриминантная функция (15%) с усилением красного оттенка (0.396). Положение эллипсов рассеивания окрасочных показателей гибридов и особей родительских видов указывает на промежуточный характер наследования гибридами окрасочных признаков.

Сигналы тревоги гибридов достоверно отличаются от криков родительских форм по всем показателям (кроме длительности криков (p = 0.6) у крапчатых сусликов и гибридов). Дискриминантный анализ показал, что гибриды, гетерозиготные по всем использованным молекулярно-генетическим маркерам, занимают промежуточное положение, а беккроссы уклоняются в сторону того вида, от скрещивания с которым были получены.

Таким образом, гибриды большого и крапчатого сусликов характеризуются промежуточным характером наследования морфологических и биоакустических признаков родительских видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президентского гранта (МК-903.2010.4) и в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 гг. (госконтракт № П911).

ШАНСЫ ГИБРИДИЗАЦИИ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ *MYODES GLAREOLUS* И *M. RUTILUS* НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург
kia@ipae.uran.ru

Современные молекулярные методы позволяют выявлять события как древней, так и современной межвидовой гибридизации *Myodes (Clethrionomys) glareolus* и *M. rutilus*. Поскольку генотипы рыжей полевки «близкой к красной» легко дискриминируются (по ядерному геному) от таковых красной полевки, возможно разделение древних и современных (как искусственных, так и природных) гибридов. Если в популяциях *M. glareolus* на севере Фенноскандии интрогрессия мт-ДНК *M. rutilus* составляет 100% (Tegelstrom, 1987), то на Среднем Урале предполагается доминирование рыжих полевок с аутентичным мт-гаплотипом (Абрамсон и др., 2009), но (Deffontaine et al., 2005). Исследования по искусственному скрещиванию (Осипова, Соктин, 2006) указывают на то, что для «успешной» (F1: фертильные самки и стерильные самцы) гибридизации необходим избыток самцов рыжей полевки. Группа авторов (Родченкова и др., 2009) сообщают об обнаружении современного F1 гибрида из Висимского заповедника (2005 г). Поскольку для лесных полевок в исследуемом районе характерна циклическая динамика (Кшнясев, Давыдова, 2005) и гибридная особь была отловлена в фазе депрессии, высказано предположение, что гибридизация наиболее вероятна в условиях низкой численности красной полевки, когда шансы самки *M. rutilus* встретить самцов своего вида существенно ниже, чем таковых *M. glareolus*. В биотопах, где был обнаружен гибрид, доминирующим видом является рыжая полевка, но на территории заповедника существуют и участки, где красная полевка в последнее десятилетие становится видом кодоминантом. Задачами исследования стали: оценка шансов (Ш) гибридизации, проверка гипотез о ее сопряженности с фазой популяционного цикла и многолетними трендами в динамике населения. Материал собран в 1995-2009 гг. (10500 ловушко-суток) на стационарных участках в коренных лесах Висимского заповедника (южная темнохвойная тайга, 57°22'402"СШ, 59°46'409"ВД, 566 м УМ). Отловлено 782 *M. glareolus*, 41 *M. rutilus* и 2 гибридных особи. Для статистического моделирования использованы: аппарат анализа таблиц сопряженности и логит-регрессия. Анализ таблицы «вид»(3)гфаза(3) отвергает гипотезу независимости $X^2(4)=29.54$, причем, максимальное значение стандартизованного отклонения соответствует ячейке гибрид/депрессия $R_{std}=4.1$ ($Z_{анпрокс}$, $p^?4E-4$). Таким образом, грубая оценка Ш (без учета эффектов сезона и года) особи, отловленной в фазе депрессии, оказаться F1-гибридом есть 2/78, что соответствует вероятности $P_i=0.025$ (точный 95%ДИ: 0.003-0.087). Аналогично, оцененные вне зависимости от фазы цикла Ш, на порядок ниже 2/823 или $P_i=0.0024$ (0.0003-0.0087). Как предикторы для дихотомической переменной гибрид/вид рассмотрены: год наблюдения (поскольку наблюдается восходящий тренд для *M. rutilus*); фаза цикла (2 фиктивные переменные); индексы численности каждого из видов и их отношение. Оптимальной (minAIC) логит-регрессией признана модель, содержащая всего два предиктора: линейный тренд $b(se)=0.21(0.04)$ и маркер фазы депрессии: $0.86(0.13)$. Что соответствует росту Ш в 1.24 (1.15-1.33) раза в год и в 2.4 (1.8-3.1) раза более высоким Ш гибридизации *M. glareolus* и *M. rutilus* в фазе депрессии. Приближенная оценка отношения Ш самки *M. rutilus* встретить самца *M. glareolus* и таковых своего вида (при соотношении полов 1:1) может быть получена как отношение половин численностей двух видов: вне зависимости от фазы цикла ОШ=17.8 (11.3-28.0), а для фазы депрессии ОШ_i39.

ТЕСТИРОВАНИЕ АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ГИПОТЕЗ ВИДООБРАЗОВАНИЯ НА ПРИМЕРЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГОРНЫХ ТРОПИКОВ

Л.А. Лавренченко

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
lavrenchenko@sevin.ru

В последнее десятилетие широкое распространение получила “градиентная” модель видообразования, исходящая из возможности диверсификации форм (без прерывания потока генов между ними) до достижения ими видового статуса благодаря различным направлениям отбора на выраженном градиенте природных условий. При этом полагается, что репродуктивная изоляция может возникать как побочный продукт адаптации к различающимся местообитаниям (например, за счет плейотропного действия генов и генетического эффекта “путного транспорта”). Эта модель существенно отличается от классического аллопатрического варианта видообразования, постулирующего необходимость пространственной изоляции как условие процесса дивергентной эволюции. “Градиентная” модель пока достаточно хорошо подтверждена только экспериментальными исследованиями лабораторных популяций дрозофил и методами математического моделирования, возможность ее экстраполяции на реальные природные ситуации остается достаточно дискуссионной. Показана необходимость тестирования таких ситуаций методами молекулярной филогении для верификации двух конкурирующих гипотез (“аллопатрической” и “градиентной”). В частности, “градиентная” модель формообразования предсказывает паттерны распространения близких форм, при которых сестринские таксоны занимают соседние, но сильно отличающиеся местообитания. Среди наземных позвоночных млекопитающие представляются достаточно перспективной модельной группой для подобных исследований ввиду их относительно низкой способности к расселению и потенциально высокой скорости возникновения репродуктивной изоляции. Нами предпринята попытка верификации “градиентной” модели на примере групп родственных видов грызунов (*Lophuromys flavopunctatus* s.l., *Stenocephalemys*, *Mus* (*Nannomys*), *Otomys*) и землероек (*Crociodura*) Эфиопского нагорья, филогенетическая структура которых была изучена нами. В целом, из 11 пар близких видов, населяющих различающиеся смежные местообитания в пределах единого высотного градиента, только две (*Stenocephalemys albipes* – *S. griseicauda* и *Crociodura thalia* – *C. glassi*) представлены сестринскими таксонами. Всего на территории Эфиопского нагорья нашими исследованиями выявлено шесть пар (троек) относительно “молодых” сестринских таксонов, из них только для одной (*Crociodura thalia* – *C. glassi*), диверсификация может быть объяснена в рамках “градиентной” модели. Анализ оригинальных и литературных данных по молекулярной филогении наземных позвоночных горных тропиков позволяет заключить следующее:

1. Подавляющее большинство имеющихся в настоящее время данных может быть истолковано как подтверждение “аллопатрической”, но не “градиентной” модели.
2. Хотя возможность видообразования без изоляции (за счет различных направлений отбора на градиенте природных условий) в некоторых случаях не может быть отвергнута, предположения о значительной роли подобных процессов в формировании современного тропического биоразнообразия (Smith et al., 1997, 2005) представляются совершенно необоснованными.
3. Ярко выраженное разделение высотного градиента относительно близкими видами некоторых групп наземных позвоночных горных тропиков в большинстве случаев носит вторичный характер и не связано с особым путем их происхождения. В некоторых случаях подобный феномен может быть объяснен специализацией этих видов, возникшей в результате длительной независимой эволюции; в других – конкурентным исключением.

НАРУШЕНИЕ МЕЙОЗА У ГИБРИДОВ КАК ОБЪЕКТИВНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ И СТЕПЕНИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РОДСТВА

Е.С. Левенкова¹, В.М. Малыгин²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, e-leven@mail.ru,

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, каф. зоологии

Становление дискретности остается важной проблемой видообразования. Ведущая роль в формировании видов отводится генным факторам, а кариотипические особенности сопровождают процесс дивергенции. Мы сопоставили свои результаты о нарушениях мейоза у гибридов грызунов с данными литературы по скрещиванию диких и одомашненных копытных. Такой качественный показатель, как уровень фертильности/стерильности гибридов, может отражать эволюционную близость исследуемых таксонов.

Известно, что гибриды плодовиты от скрещивания близких форм: домашних мышей *Mus m. musculus* и *M. m. domesticus* ($2n=40$); крыс *Rattus flavipectus* ($2n=42$) и *R. rattus* ($2n=38$); домашних *Sus scrofa* ($2n=36-38$) и диких *S.s.scrofa* ($2n=36$); *S.s. nigripes* ($2n=36$) свиней; скота *Bos indicus* и *B. taurus* ($2n=60$); кариоформ водяного буйвола *Bubalus bubalis* ($2n=50$ и $2n=48$); благородного *Cervus elaphus* ($2n=66$) и пятнистого *C. nipon* ($2n=68$) оленей, чьи кариотипы сходны или различаются по робертсоновским транслокациям и/или добавочным блокам гетерохроматина. В мейозе у гибридного потомства наблюдали увеличение частоты спонтанных нарушений по сравнению с таковым у исходных форм и/или аллельную несовместимость.

У гибридов, полученных от скрещивания близких видов, отмечена пониженная плодовитость самок и стерильность самцов, обусловленная нестабильностью синапсиса в половом биваленте, что создает дополнительное препятствие при прохождении клеткой мейоза и резко снижает процент способных к созреванию сперматоцитов. Обычно с этим уровнем нарушений связано явление гетерозиса. Вероятно, дефекты в репродуктивной системе у гибридов меняют гормональный фон их организма и влияют на периоды роста и развития. Такая ситуация выявлена при гибридизации джунгарских хомячков *Phodopus sungorus* и *Ph. campbelli* ($2n=28$); зубра *Bison bonasus* и бизона *B. bison* ($2n=60$) с крупным рогатым скотом (КРС) *B. taurus*; бантенга (*Bos (Bibos) javanicus* ($2n=60$) с КРС; осла *Equus asinus* ($2n=62$) с лошастью *E. caballus* ($2n=64$). При скрещиваниях зубра и бизона с КРС отмечали низкий процент беременностей, эмбриональную смертность и гибель при родах крупных плодов.

Бесплодие гибридных самок и самцов выявлено при скрещиваниях в группе обыкновенных полевков. Отметим, что в единичных клетках на стадии пахитены у гибридов (*Microtus rossiaemeridionalis*, $2n=54$ x *M. arvalis*, $2n=46$) обнаружен синапсис хромосом.

Более отдаленное родство исходных видов приводит к гибели эмбрионов на ранних стадиях.

При гибридизации кустарниковых полевков, *M. duodecimcostatus* ($2n=62$) с *M. subterraneus* ($2n=52$) и с *M. multiplex* ($2n=48$), относящихся к разным видовым группам, отмечены только зачатие и эмбрион. Попытки скрещивания черной *R. rattus* и серой *R. norvegicus* крыс со сходными кариотипами ($2n=42$) были безуспешны, гибридные эмбрионы, полученные в результате искусственного осеменения, погибали на 14-15 день.

Рассмотренные выше примеры относятся к функционированию посткопуляционных изолирующих механизмов. Мы рассматриваем их формирование не в результате крупных хромосомных перестроек, а вследствие достижения определенного уровня дивергенции популяций, длительное время географически изолированных одна от другой. По-видимому, становление качественных барьеров при накоплении критического уровня генетических отличий – общая закономерность, приводящая к дискретности (видообразованию).

РОЛЬ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ БАРЬЕРОВ В ВИДООБРАЗОВАНИИ У МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская

Зоологический музей МГУ

andlis@zmmu.msu.ru; obolenskaya@zmmu.msu.ru

Всплеск интереса к филогеографическим исследованиям (в широком смысле слова) порождает необходимость постоянного изобретения все новых и новых «барьеров», являющихся причиной появления современного разнообразия низших таксонов. Спектр аргументов, приводимых авторами в защиту «своего» барьера необычайно широк.

Мы попытались проанализировать значение разных физико-географических объектов как препятствий для распространения современных млекопитающих. В качестве модельных объектов был выбран ряд таксонов палеарктических мелких млекопитающих с относительно хорошо изученным генетическим разнообразием.

Мы предполагаем, что набор природных факторов, ограничивающих распространение млекопитающих крайне разнообразен и уникален для каждого вида (или группы видов). Преодолимость или непреодолимость конкретного «барьера» для конкретного вида зависит в первую очередь от особенностей персональных экологических предпочтений вида и распределения сообществ по обе стороны от «барьера».

Сделаны некоторые обобщения, которые можно рассматривать как частные закономерности. Например, составлены схемы возможных вариантов преодоления рек в процессе расселения. Для представителей разных экологических групп возможности преодоления рек различны. Так среднее и нижнее течение крупных рек оказывается непреодолимым препятствием для расселения сухолюбивых зимоспящих животных, но не препятствует распространению лесных видов.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (№ 09-04-00283).

ИЗОЛЯЦИЯ КАК ПУТЬ РАЗДЕЛЕНИЯ ДИКОЙ И ДОМАШНЕЙ ФОРМ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ

О.А. Макарова

*Государственный природный заповедник «Пасвик»
pasvik-zapovednik@yandex.ru*

В Мурманской области издавна обитают дикие и домашние северные олени. Саамы применяли вольный способ пастбы, благодаря чему постоянно сохранялась связь этих форм. Постепенно с уменьшением численности «дикарей» контактов становилось все меньше. К началу XX века диких оленей осталось совсем немного, и при обследовании в 1929 году было насчитано около сотни голов. Это побудило Г. М. Крепса, проводившего учет, высказать идею об организации Лапландского заповедника для сохранения аборигенной формы северного оленя. За первые 10 лет работы заповедника численность копытных увеличилась в несколько раз.

Антропогенная полоса, разделявшая оленей на Кольском полуострове, расширилась, а после постройки железной дороги в 1916 году окончательно выделились две популяции диких: западная и восточная. С того времени они развиваются самостоятельно. В настоящее время на западе региона дикое стадо практически не имеет контактов с домашними, а на востоке нередко возникают конфликты между двумя отраслями – оленеводством и охотничьим хозяйством. Добытое животное без ушной метки охотниками принимается за «дикаря». Аргументы оленеводов, что они не всегда успевают метить оленей, а иногда откладывают это на более поздний срок до процедуры выбраковки, не принимаются во внимание. Оленеводы считают, что «безвестные потери» домашних, автоматически увеличивают стадо диких.

Ареал диких оленей на западе области охватывает Лапландский заповедник и прилегающие территории. На востоке «дикари» обычны в Терском районе, но поднимаются и севернее, достигая реки Поной. Здесь есть стада домашних и возможны контакты между ними. Решить этот вопрос целесообразно разделением «сфер влияния». Это еще важно и потому, что на Кольский п-ов в конце XIX в. оленеводы-ижемцы (река Ижма в верховьях Печоры) перегнали крупные стада домашних оленей тундрового типа. Они в основном заняли центральную и северо-восточную части региона. Это привело к вытеснению, как саамского стада, так и уцелевших «дикарей».

Дикие олени, близкие к исходной расе, сохранились только в районе Лапландского заповедника. Поэтому крайне нежелательно смешение их с домашними ввезенной формы. Препятствием для такой гибридизации может быть только разумный подход к делу и разделение мест обитания диких и домашних оленей.

В последние годы в связи с наличием хороших ягельников на западе области дискутируется вопрос о возможном выпасе оленей из Норвегии и Финляндии. Это может существенно изменить ситуацию. Есть опасность потери исходного вида оленя, который занесен в Красную книгу области со статусом «биологический надзор». Необходимо вести мониторинг за дикими оленями, наладить сотрудничество между оленеводческим и охотничьим хозяйствами и сделать оценку состояния ягельных пастбищ региона для расчета оленеёмкости.

ФЕНОМЕНОЛОГИЧЕСКИЙ, ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ФИЛОГЕНИТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ: СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД

В.Г. Маликов, Ф.Н. Голенищев

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В рамках предлагаемой концепции, вид представляется как устойчивое, дискретное, типологически элементарное и исторически уникальное состояние системы фено-геномных отношений. При этом видообразование рассматривается как исторически мгновенный переход такой системы из одного устойчивого видового состояния в другое (или в другие) (Gould, Eldredge, 1977; Ковалёв, 2007; Левченко, 2004; Маликов, Голенищев, 2009). Можно выделить две составляющие видообразования – эпигенетическую и генетическую. Сдвиги в фено-геномных отношениях, не связанные с изменениями нуклеотидного содержания и пространственной организации генома, определяют “эпигенетическую” составляющую видообразования. Виды, в образовании которых превалирует эпигенетическая составляющая, репродуктивно изолированы на морфо-экологическом уровне. За счёт сходства геномов, у таких “хороших” видов может частично или полностью отсутствовать посткопуляционная репродуктивная изоляция, а прекопуляционная – давать “сбой” при внутривидовой дисбалансе у одной (или обеих) форм. Генетическая составляющая видообразования проявляется в становлении пре- и посткопуляционной репродуктивной изоляции за счёт дивергенции между соответствующими формами по геномному составу. Преобладание генетической составляющей видообразования обычно связано с аллопатрией при сохранении однотипных условий среды. В подобных случаях “межгеномная” дивергенция сочетается с сохранением относительно неизменных феногеномных отношений, что и определяет сохранение морфо-экологического сходства таких аллопатрических видов. При этом мы предполагаем, что, несмотря на постепенный характер накопления генетических отличий в результате аллопатрии, сам переход фено-геномной системы из одного видового состояния в другое происходит в очень сжатые сроки (Маликов, Голенищев, 2009), подобно фазовому переходу (Ковалёв, 2007). В целом следует отметить, что реальная межвидовая дивергенция практически всегда имеет и эпигенетическую и генетическую составляющие, которые представлены в разных соотношениях в каждом конкретном случае. Мы также придерживаемся точки зрения, согласно которой любой вид характеризуется собственным системно разрешённым набором вариантов изменчивости и путей формообразования. В связи с этим, чем выше степень феногеномной гомологии объектов, тем выше гомология их формообразующих реакций на одни и те же внешние и внутренние факторы (Hall, 2003; Golenishchev, Malikov, 2006). Таким образом, конспецифические объекты должны характеризоваться наивысшей вероятностью экологически обусловленного параллельного формообразования на гомологической основе. Следовательно, теоретически возможно в значительной степени эпигенетическое формирование “вида-потомка” на основе целой совокупности изолированных популяций “вида-предка”. В связи с этим, мы допускаем реальность ситуации, когда, в силу исторических причин, в один и тот же системно разрешённый “канал видообразования” оказываются вовлечёнными популяции предкового вида, генеалогически более далёкие друг от друга, чем оказавшиеся в разных “каналах”. В результате может возникнуть “парадокс” более тесного “кровного” родства некоторых неконспецифических популяций двух близкородственных видов, по сравнению с таковым отдельных внутривидовых форм. В любом случае такие ситуации должны возникать достаточно редко.

Работа частично поддержана грантом РФФИ 08-04-00754-а, 09-04-00851-а и программой «Биоразнообразие».

ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ ДВУХ КАРИОМОРФ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROUS ARVALIS*) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

В.М. Малыгин¹, Т.В. Иванова², М.И. Баскевич³

¹Московский государственный университет

²Институт биологии развития РАН

³Институт проблем экологии и эволюции РАН

vmalygin@mail.ru

Географически замещающие одна другую кариоморфы обыкновенной полевки ($2n=46$): “obscurus” (NF=72) и “arvalis” (NF=84) различаются строением 6 пар мелких аутосом и морфологией Y-хромосомы. Ранее неоднократно были получены плодовитые гибриды этих кариоморф (Мейер и др., 1972; Малыгин, 1983). Во Владимирской обл. (Ковровский р-н) были обнаружены гибриды как F1, так и бэккроссы от возвратных скрещиваний на кариоморфу “arvalis” (Golenischev et al., 2001; Голенищев и др., 2007; Булатова и др., 2009; Лавренченко и др., 2009). С полевыми обеих кариоморф из этого пункта были поставлены эксперименты по гибридизации и контрольные опыты. Оказалось, что при гибридизации показатели плодовитости были выше, чем в контроле (Meyer et al., 2000). Кроме того, Кулиев с соавторами (2009) привели сведения по скрещиванию полевок кариоморфы “obscurus” с Большого (Пиркули) и Малого (Кедабегский р-н, Гейгельский р-н, с. Чайкенд) Кавказа. Оказалось, что гибриды F1 плодовиты, а F2 стерильны.

Отметим, что длительное время (несколько сотен тысяч лет) ареалы кариоморф “obscurus” и “arvalis” были изолированы. За это время были накоплены различия на молекулярно-генетическом, кариологическом, морфо-физиологическом уровнях. Однако эти различия не отразились на возможности получения гибридов и плодовитости последних. Поэтому следует продолжить анализ экспериментов по гибридизации этих кариоморф, с учетом плодовитости потомства при возвратных скрещиваниях и гибридов между собой.

За период с 2004 по 2009 гг. нами было проведено: 20 опытов по гибридизации исходных кариоморф, 10 – на возвратные скрещивания с этими кариоморфами, 15 – по скрещиванию бэккроссов на кариоморфу “arvalis”, 10 – по гибридизации первого (F1) и последующих поколений между собой. Параллельно было поставлено 18 контрольных опытов: 6 “obscurus”, 12 “arvalis”. В опытах участвовали полевки формы “obscurus” из Воронежского заповедника (6 пар) и формы “arvalis” из Подмоскovie (Звенигородская биостанция МГУ) (12 пар).

Предварительные результаты показывают:

- 1) гибридное потомство плодовито в обеих комбинациях скрещиваний;
- 2) при возвратных скрещиваниях, в основном, на кариоморфу “arvalis” плодовитость оказалась выше, чем в контроле;
- 3) однако у гибридов второго (F2) и последующих поколений отмечено падение плодовитости.

Эти результаты не позволяют однозначно трактовать систематическое положение двух кариоморф. Однако падение плодовитости у F2 и выявленные морфологические, цитологические и молекулярно-генетические различия указывают на становление посткопуляционных изолирующих механизмов. Вероятно, эти кариоморфы находятся на стадии видового становления (in status nascendi).

ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ МЕХАНИЗМОВ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В.М. Малыгин

Биологический факультет Московского государственного университета 119899 Москва МГУ
Воробьевы горы, Биологический ф-т, vmalygin@mail.ru

Изучая видовое разнообразие, исследователь руководствуется принципом дискретности видов, то есть не скрещиваемости в природе. Впервые на этот факт обратил внимание Дж. Рэй (Ray, 1686) задолго до появления биологической концепции вида. В этой концепции ведущая роль принадлежит комплексу механизмов репродуктивной изоляции, отвечающих за генетическую целостность вида.

В связи с применением молекулярно-генетических маркеров для выяснения таксономического и филогенетического положения сравниваемых форм, а также нахождением участков митохондриальной ДНК одного вида в геноме другого (например, у зайцев – *Lepus europeus* и *L. timidus*; у рыжих полевок – *Clethrionomys glareolus* и *C. rutilus*) подвергается критике биологическая концепция. При диагностике видов определяющее значение придается хиатусу (разрыву) по молекулярно-генетическим признакам. Однако они только косвенно могут указывать на наличие репродуктивной изоляции, тогда как такие качественные показатели экспериментальной гибридизации: безрезультатность скрещиваний, эмбриональная гибель, пониженная жизнеспособность гибридов, их бесплодие, стерильность гибридных самцов и пониженная плодовитость гибридных самок однозначно указывают на видовую специфику сравниваемых форм.

Результаты гибридизации могут быть использованы в трех аспектах: 1. доказательство видовой самостоятельности сравниваемых форм; 2. выяснение их филогенетических связей; 3. изучение механизмов репродуктивной изоляции. Эти аспекты могут быть пояснены несколькими примерами.

Так, высокую эффективность эти результаты показали при доказательстве существования видов-двойников; в установлении статуса аллопатричных форм неясного таксономического положения. Вышеперечисленные показатели можно использовать для выяснения родственных связей. Например, бесплодие только гибридных самцов указывает на принадлежность их родителей к близкородственным, недавно разошедшимся видам, тогда как безрезультатные попытки получить гибридов, напротив – на значительную отдаленность видов, принадлежащих как минимум к разным видовым группам или родам. В основном результаты гибридизации отражают действие посткопуляционных механизмов изоляции, часто приводящих к бесплодию гибридов. Но их рост и развитие происходят нормально до формирования половых клеток. Патология проявляется в процессе мейоза. Например, не формируются синаптомемные комплексы аутосомных и полового бивалентов, не происходит нормальное расхождение гомологичных хромосом. В итоге в гонадах нет зрелых половых клеток. Сопоставление кариотипических особенностей родительских форм с разными проявлениями бесплодия у гибридного потомства позволяет глубже разобраться в причинах, вызывающих стерильность. Другой пример относится к выяснению причин безрезультатности экспериментов по скрещиванию видов. Возможно, различие в строении гамет (в частности, в форме головки сперматозоида) препятствует их слиянию.

Метод экспериментальной гибридизации, как любой другой, имеет ряд ограничений. Например, несоответствие уровня адекватности условий эксперимента природным потребностям исследуемых форм. Но в основном, по результатам гибридизации объективно оценивается проявление механизмов репродуктивной изоляции. Поэтому биологическая концепция вида остается весьма востребованной при изучении биологического разнообразия.

ОЦЕНКА ФЕРТИЛЬНОСТИ САМЦОВ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ ИЗ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ В ЗАКАВКАЗЬЕ

А.Н. Мальцев

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
mus-musculus@yandex.ru

Синантропные таксоны домашних мышей парапатричны и скрещиваются между собой в местах контакта их ареалов (Фрисман и др., 1989; Boursot et.al., 1993; Sage et.al., 1993). В зоне парапатрии *musculus-domesticus* в Европе при скрещивании этих форм обнаружено снижение фертильности гибридов F1 (Vyskocilova et.al., 2005; Britton-Davidian et.al., 2005; Good et.al., 2007). Однако в популяциях домашних мышей Закавказья (обширная и сложная по структуре и происхождению зона гибридизации синантропных таксонов) снижения фертильности не выявлено (Милишников и др., 1990). Задача настоящего исследования состояла в оценке фертильности гибридов при скрещиваниях домашних мышей гибридной популяции Закавказья с другими близкородственными формами.

Проведены лабораторные эксперименты по скрещиванию особей *M. musculus musculus* (Москва) с мышами гибридной популяции Закавказья (Ереван). Было сформировано 12 смешанных пар, 19 контрольных и 12 пар реципрокных вариантов скрещиваний этих форм в разных сочетаниях. Для статистической обработки данных использован тест Манна-Уитни для двух независимых выборок.

Из сформированных пар за 3 месяца ссаживания не было получено потомства в двух парах возвратных скрещиваний, состоящих из самцов-гибридов F1 и самок из Закавказья. Показатели размножения в парах между контрольными и реципрокными скрещиваниями различались. В контрольных парах гибридной популяции Закавказья размер выводка был меньше, чем в парах *M. musculus* ($p < 0.01$). В возвратных скрещиваниях самцов-гибридов с исходными формами размер выводка был вдвое ниже ($p < 0.005$) и потомство было менее жизнеспособным по сравнению с аналогичными парами, состоящими из самок гибридов и самцов исходных форм. Показатели размножения в смешанных парах, состоящих из представителей *M. musculus* и особей гибридной популяции из Закавказья достоверно не отличались от показателей контрольных пар. Однако, выживаемость детёнышей в комбинации *+musculus*, $>$ - зак. была ниже ($p < 0.05$), чем в контрольных парах (*M. musculus*) и реципрокной комбинации (+-гибрид, $>$ - зак.).

Оценка качества спермы и анализ размеров семенников у гибридов F1 может частично объяснить снижение их плодовитости. Семенники гибридов F1 были недоразвитыми, концентрация спермы у гибридов F1(1)(от пары +- зак. />- mus.) была достоверно ниже ($p < 0.05$) по сравнению с самцами контроля. Анализ мазков придатков семенников показал наличие в них незрелых сперматозоидов. Как у гибридов, так и самцов из Закавказья количество нормальных сперматозоидов было сравнительно невысоким (от 28 до 50%). Из серьёзных нарушений в морфологии были зарегистрированы спирально закрученные спермии, сперматозоиды с деформациями головки и акросомы. Их количество составляло от 3 до 12% от общего количества спермиев. Эти аномалии, по мнению исследователей (Forejt, 2004; Oka et.al., 2004), связаны с нарушениями в сперматогенезе и межклеточной несовместимости в локусах X хромосомы. Всего обнаружено 5 видов первичных и 7 вторичных аномалий.

На основании проведённого исследования установлено снижение фертильности самцов-гибридов F1 (вариант скрещивания +зак./> mus.) и выявлены серьёзные аномалии в морфологии спермиев. Работа поддержана РФФИ 10-04-00214-а.

НАРУШЕНИЕ МЕЙОЗА У ГИБРИДОВ F1 ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ СЛЕПУШОНОК (*RODENTIA, ELLOBIUS*)

С.Н. Матвеевский¹, И.Ю. Баклушинская², Е.А. Ляпунова², О.Л. Коломиец¹

¹ Учреждение РАН Институт общей генетики им Н.И. Вавилова РАН, Москва

² Учреждение РАН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва

Обнаружение и изучение видов-двойников стало возможным благодаря внедрению в зоологическую практику цитогенетических и молекулярно-генетических методов. Слепушонки *E. talpinus* (обыкновенная) и *E. tancrei* (восточная) – классический пример видов-двойников, для которых единственным надежным диагностическим признаком является структура кариотипа: у *E. talpinus* ($2n=54$; $NF=54$) все хромосомы акроцентрические, у *E. tancrei* ($2n=54$; $NF=56$) одна пара хромосом субметацентрическая. *E. talpinus* имеет стабильный кариотип, а у *E. tancrei* выявлена широкая хромосомная изменчивость, обусловленная Rb транслокациями. Половые хромосомы (XX) обоих видов идентичны у самцов и самок по картине распределения G-бэндов (Баклушинская, Ляпунова, 1990; Romanenko et al., 2007).

Ранее нами были изучены синаптонемные комплексы (СК) у *E. tancrei* (Kolomiets et al., 1991). Настоящее исследование посвящено изучению механизмов репродуктивной изоляции на основе анализа СК у самцов двух исходных форм и межвидовых гибридов F1. Сперматогенез у таких гибридов нарушен. Препараты СК получены только от одного из пяти изученных самцов. Электронно-микроскопически установлено, что у самцов обоих видов формируются морфологически сходные половые тельца, располагающиеся на периферии ядер. Осевые элементы XX хромосом формируют закрытый половой бивалент с короткими участками СК в прителомерных областях и обширной зоной асинопсиса в центральной зоне бивалента. На асинопсированных участках осевых элементов формируются крупные ядрышкоподобные тельца. (ЯПТ). По мере продвижения сперматоцитов от зиготены к диплотене половое тельце постепенно покрывается электронно-плотным материалом. У *E. talpinus* фрагменты СК короче, у *E. tancrei* чаще выявляется одно, а у *E. talpinus* – два ЯПТ. У межвидового гибрида F₁ XX бивалент часто бывает открытым - фрагмент СК сохраняется только на одном из концов такого бивалента. Важно, что в большинстве клеток гибрида F1 XX-бивалент не формировал половое тельце, а лежал в центральной части ядра, а в единичных ядрах ассоциировал с аутосомой. У гибридов в некоторых ядрах выявлены нарушения синапсиса аутосом.

Наиболее яркие различия в структурной организации половых бивалентов самцов родительских видов и F1 гибридов выявлены при иммуноокрашивании СК антителами против антигенов основного белка осевых элементов SYCP3 и антител против антигенов центромеры (ACA). У гибридных самцов в участках асинопсиса осевых элементов XX окрашиваются интенсивно, в то время как у самцов *E. tancrei* и *E. talpinus* SYCP3 диффузно «распылен» по структуре асинопсированных участков ОЭ. В ядрах гибрида ЯПТ интенсивно связывались с антителами ACA. В структуре одного, а иногда двух бивалентов выявляется по две центромеры. Один бивалент – это СК между акро- и метацентриком. В отношении второго бивалента нельзя исключить неспецифичность связывания антител ACA с белками хроматина. Возможно, что у гибридов формируются неоцентромеры. Таким образом, ряд структурных признаков и поведение XX бивалентов у стерильных гибридов позволяют предполагать, что у межвидовых гибридов включается механизм пахитенного ареста, первым и безусловным признаком которого служит нарушение формирования полового тельца – смещение XX бивалента внутрь ядра и изменение структуры ЯПТ. Работа поддержана грантом РФФИ №04-08-0175.

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЁВКИ (*MICROTUS ARVALIS*)

Т.А. Миронова¹, Н.М. Окулова¹, М.И. Баскевич¹, С.Ф. Сапельников²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

² Воронежский государственный природный биосферный заповедник, Россия, talmir84@mail.ru

Выявление различий между видами-двойниками – одна из интереснейших задач современной биологии, и в этом плане многое ещё предстоит сделать. Феномен хромосомных видов-двойников представляет существенный интерес в связи с проблемой несогласованности темпов геномной и морфологической эволюции. Так, обыкновенная (*Microtus arvalis* Pallas 1779) и восточноевропейская (*M. rossiaemeridionalis* Ognev 1924) полёвки в генетическом отношении заметно дивергировали: их хромосомные наборы обнаруживают высокую степень дифференциации. В то же время, для них характерно практически полное сходство экофенетических характеристик: диагностировать их с помощью отдельных морфологических признаков, традиционно используемых в систематике, не удаётся (Маркова и др., 2003). Внутри вида обыкновенной полёвки (*M. arvalis sensu stricto*) выделяют две кариологические формы: *M. a. arvalis* и *M. a. obscurus*. Статус этих форм до сих пор остаётся спорным.

Материал для данной работы был собран в 2003–2009 гг. в Центральном Черноземье (Воронежская, Липецкая, Курская, Тамбовская обл.), в зоне симпатрии обыкновенной и восточноевропейской полёвок, и парапатрии 2 кариоформ обыкновенной полёвки. При этом территория работ представляет собой сравнительно компактный участок, что максимально снижает действие фактора географической изменчивости и позволяет в наибольшей степени проследить межвидовую изменчивость. В работе были использованы черепа 170 серых полёвок: 50 *M. rossiaemeridionalis*; 65 *M. a. obscurus*; 55 *M. a. arvalis*.

Исследованные признаки были разделены на три группы: вариации рисунка жевательной поверхности коренных зубов; форма, расположение и соединение костей черепа; перфоративные краниологические признаки (число и расположение отверстий, связанных с выходом кровеносных сосудов и нервов). Всего выделено и исследовано 120 неметрических признаков. Из них 55 относятся к первой группе, 15 ко второй и 50 к третьей. У каждого вида и формы подсчитывались частоты фенотипов как отношение числа особей (сторон черепа для билатеральных признаков), у которых данный фенотип проявлялся, к общему числу исследованных особей данного вида (Ангерманн, 1973; Ларина, Еремина, 1988).

Сравнение частот фенотипов M_1 и M^3 у разных видов обыкновенной полёвки показало, что более простые морфотипы M_1 (питимисного направления) чаще встречаются у восточноевропейской полёвки (0,6), тогда как сложные (арвалисного направления) – у форм обыкновенной полёвки (0,6–0,7). В строении M^3 наблюдается обратное соотношение, более простой морфотип «*typica*» преобладает у обыкновенных полёвок (0,7–0,8), а у восточноевропейской почти равное соотношение морфотипов «*typica*» и «*duplicata*» (около 0,5). Обыкновенные полёвки по частотам фенотипов значительно отличаются от восточноевропейской по форме носовой кости, положению выростов предчелюстной кости, форме лобно-теменного шва, заглазничных бугров, задненёбной вырезки, перфорированности межтеменной и лобной костей и т.д.

Проведённый анализ показал высокое сходство по частотам фенотипов между *M. a. arvalis* и *M. a. obscurus*, тогда как *M. rossiaemeridionalis* по многим признакам значительно отличается от обеих форм. Это свидетельствует о перспективности применения фенетических методов, что позволит более объективно оценить микроэволюционные процессы, протекающие у видов-двойников.

ИЗОЛИРУЮЩИЕ БАРЬЕРЫ В МЕСТАХ ОБИТАНИЯ ОБЫКНОВЕННОГО КРОТА (*TALPA EUROPAEA*) НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н. В. Наконечный, В. П. Стариков

*НИИ природопользования и экологии Севера (СурГУ), Сургут, Россия
yud@list.ru, vp_starikov@mail.ru*

В лесной зоне Западной Сибири нами были найдены норы обыкновенного крота, а также проведен отлов животных вблизи автодорог: окр. г. Советский у р. Ух, в междуречье рек Ейтъя и Эсс, в междуречье рек Большой Вой и Ух, в междуречье рек Амынья и Лова (Советский р-он), в окр. п. Салым, у р. Б. Салым (Нефтеюганский р-он) и в окр. п. Ярково (Ярковский р-он); около железнодорожных путей: окр. п. Куминский р. М. Кума (Кондинский р-он), в окр. п. Демьянка у р. Демьянка, у р. Перил, в окр. п. Туртас (Уватского р-на). Кротовые ходы были отмечены на расстоянии от 50 до 300 метров от дорог.

В литературе известно, что железные и шоссейные дороги надежно изолируют одну популяцию кротов от другой (Строганов, 1948; Русаков, 1971).

В то же время в поведении крота отмечено, что при низких температурах воздуха и недостатке корма кроты могут прокладывать ходы в слое щебня (Кириков, 1946).

Снижение активности крота вблизи автодорог вызывается рядом причин: нехваткой основного корма – дождевых червей, постоянными сотрясениями почвы, а также повышенным содержанием загрязняющих веществ. В этом случае норная сеть способна функционировать как система перераспределения и аккумуляции растворенных и взвешенных в почвенной влаге веществ. В условиях техногенного загрязнения сеть кротовых ходов играет роль буферной системы, накапливающей тяжелые металлы и другие элементы (Быков, Лысиков, 1991; Борякова, Вилкова, 2006). На территории Польши (Gryz, Krauze, 2008) установлено, что гибель обыкновенного крота на автодорогах составляет 0,3 % от погибших позвоночных животных.

Таким образом, мы полагаем, что в условиях лесной зоны Западной Сибири автодороги и железнодорожные пути, вблизи которых встречены кротовые ходы, могут не являться абсолютно изолирующими преградами для расселения кротов.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ *MERIONES MERIDIANUS* PALLAS, 1773

О.Г. Нанова

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия
nanova@mail.ru

Ареал полуденной песчанки *Meriones meridianus* простирается от Ногайской Степи и Северо-Западного Прикаспия до Внутренней Монголии и Шанси, на север до Волгограда, Прибалхашья и Тувы, на юг до Кашгарии и центрального Ирана. При столь обширном ареале соответственно велика географическая изменчивость вида. Так, на основе морфологических (Гептнер, 1968), кариотипических (Коробицына, Картавцева, 1988; Картавцева, 2002), молекулярно-генетических (анализ митохондриальной ДНК; Zou et al., 2008; Neronov et al., 2009) данных разных авторов можно предположить существование не менее восьми форм полуденной песчанки. Одну из этих форм – песчанку Тувы и Монголии – предложено рассматривать как отдельный вид *M. psammophilus* (Картавцева, 2002; Neronov et al., 2009). Ранее входившая в состав вида *M. meridianus* песчанка из южной Армении в настоящий момент признана самостоятельным видом *M. dahli* (Wilson, Reeder, 2005). Однако комплексного исследования географической изменчивости полуденной песчанки, основанного на краниометрических и молекулярно-генетических данных, позволяющего определить систематический статус и исторические взаимоотношения выделяемых форм, проведено не было.

Целью данной работы является комплексное исследование географической изменчивости полуденной песчанки. В задачи работы входит исследование краниометрической географической изменчивости полуденной песчанки из Прикаспийской Низменности, Узбекистана, Туркмении, Восточного Казахстана, Монголии и сопоставление морфологической и молекулярно-генетической географической изменчивости рассматриваемого вида.

В настоящий момент автором выработана система измерений черепа полуденной песчанки, разработан подход к определению возраста исследуемого вида по комплексу внешних признаков черепа и зубов. Исследованы выборки черепов (200 черепов) полуденных песчанок, собранных на левом берегу р. Волга, в Монголии (окрестности озера Орог-Нур), в Южной Туркмении и Восточном Казахстане.

МОДЕЛИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Орлов В.Н.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
orlovvic@yandex.ru*

Многие модели видообразования млекопитающих ограничиваются анализом изолирующих механизмов и не предлагают эволюционный сценарий (например, модели хромосомного видообразования). В настоящее время на нескольких модельных видах млекопитающих показана плодовитость гибридов, исходные формы которых отличаются крупными хромосомными перестройками, например, 3-5 фиксированными робертсоновскими транслокациями. Основным изолирующим механизмом оказывается частота гибридизации, а не плодовитость гибридов. Именно поведенческие механизмы изоляции, а не генетические, играют наиболее важную роль в процессах видообразования. Хромосомное видообразование (без конкурентных этологических механизмов) у млекопитающих мало вероятно.

Эволюционный сценарий возникновения новых видов постулируют две модели - традиционная географическая и «квантовая». Первая модель не объясняет, каким образом в большой популяции достигается фиксация (100% встречаемость) возникших мутаций (часто нейтральных), в том числе, мелких таксономических признаков. И не случайно Эрнст Майр, внесший значительный вклад в развитие теории географического видообразования (Mayr, 1942), предложил и другую модель географического видообразования, «взрывное видообразование в периферических популяциях основателей» (Mayr, 1954), позднее названную «квантовым» (Grant, 1963) и «перипатрическим» (Mayr, 1982) видообразованием.

Быстрая и длительная изоляция малой популяции возможна в островных условиях, но мало вероятна для материковых фаун. По этой причине Э. Майр отверг ледниковые рефугиумы в качестве исходных для перипатрического видообразования (Mayr, 1982). Кроме того, краевые аллопатрические виды характеризуются многочисленными мутациями, которые не могут накопиться в малой изолированной популяции (в островных условиях возможны повторные колонизации).

На хромосомном веере надвида обыкновенной бурозубки, включающем 5 аллопатрических видов и 70 хромосомных форм удалось показать, что хромосомные формы и краевые виды возникают в процессе многократного чередования периодов единого большого видового ареала, когда хромосомные и генные мутации распространяются по ареалу вида и генетическая изменчивость популяций нарастает («зональная фаза»), и периодов, когда весь ареал, или только его часть, распадается на изолированные популяции («рефугиальная фаза»).

Этот эволюционный процесс чередования открытых и закрытых популяций мы называем рефугиальным формо- и видообразованием, поскольку именно в рефугиальной фазе происходит направленная реорганизация генетической структуры и адаптации популяции под воздействием отбора и генетического дрейфа.

Формообразованию (без репродуктивной изоляции) может способствовать подавление рекомбинации у гибридных особей. Непременное условие видообразования - фиксация в рефугиальные фазы этологических особенностей, вызывающих хотя бы частичную репродуктивную изоляцию. Если в рефугиальную фазу этих событий не происходит, то в последующую зональную фазу различия между популяциями выравниваются и вид эволюционирует как единое целое.

В настоящее время все больше видов переходит в рефугиальную фазу своей эволюции в результате деятельности человека («редкие виды»). При этом, любая рефугиальная фаза, независимо от причины ее возникновения (природной или антропогенной), оказывается критическим периодом для дальнейшего существования вида, особенно если вид переходит в рефугиальную фазу целиком, на всем своем ареале.

ГИБРИДИЗАЦИЯ РЫЖИХ И КРАСНЫХ ПОЛЕВОК: РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЭТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

О.В. Осипова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
o_osipova@mail.ru*

Рыжая (*Clethrionomys (=Myodes) glareolus* Schreber) и красная (*C. rutilus* Pallas) полевки – сравнительно давно разошедшиеся виды, обладающие значительным сходством в морфологии и поведении и имеющие очень широкую зону симпатрии. Одна из генетических линий рыжей полевки («Уральская»), описанная молекулярными биологами, имеет митохондриальную ДНК (мтДНК), аналогичную мтДНК красной полевки (Tegelstrom, 1987; Deffontaine et al., 2005). Это объясняют древней гибридизацией видов в рефугиумах ледникового периода. В то же время, до сих пор не были найдены красные полевки, имеющие мтДНК, сходную с мтДНК рыжей полевки.

В лаборатории были получены гибриды при скрещивании зверьков как из аллопатрических, так и из симпатрических популяций (Zimmermann, 1965; Осипова, Соктин, 2006). Причем не только в условиях принудительной гибридизации (пары зверьков в клетках), но и в экспериментальных группах. Часть полученных самок-гибридов дали потомков при возвратных скрещиваниях с самцами обоих родительских видов, самцы-гибриды были стерильны, а самцы-беккроссы по крайней мере частично фертильны. Кроме того, недавно в природе удалось отловить гибридную полевку, рожденную самкой красной полевки (Абрамсон и др., 2009). Таким образом, гибридизация у данных видов возможна и в настоящее время.

В результате экспериментальных исследований удалось обнаружить условие гибридизации данных видов – это дефицит половых партнеров своего вида. В присутствии партнеров-конспецификов межвидовые спаривания были крайне редки и не приводили к гибридизации. Таким образом, изоляционные механизмы у лесных полевок являются поведенческими и, возможно, связаны с хемокоммуникативной регуляцией полового поведения самок.

Установленная в эксперименте асимметрия гибридизации полевок заключается в том, что самки рыжей полевки гораздо успешнее размножаются в группах с самцами-конспецификами, чем с самцами красных полевок, а самки красных полевок с одинаковым успехом размножились в группах с самцами обоих видов. Это заставляет предположить, что изоляционные механизмы у данных видов развиты в разной степени. Причиной этого могут быть как специфические особенности видов, так и история развития межвидовых взаимоотношений (и изоляционных механизмов) в конкретных популяциях полевок, которые в настоящее время обитают на одной территории. Необходимо проведение сравнительных исследований регуляции репродуктивного поведения у красных и рыжих полевок, а также в разных географических популяциях этих видов, различающихся «историей» сосуществования в условиях симпатрии.

Интересно отметить, что обнаруженная в эксперименте асимметрия могла в природных условиях привести к возникновению именно «Уральской» линии полевок. Причины асимметрии в древних и современных популяциях, по-видимому, сходны.

СОГЛАСОВАННОСТЬ КАРТИН ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЦОКОРОВ (RODENTIA, MYOSPALACINAE) НА ОСНОВЕ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ДВУХ МАРКЕРОВ МТ ДНК: ЦИТОХРОМА В И ГИПЕРВАРИАБЕЛЬНОГО УЧАСТКА D-ПЕТЛИ

М.В. Павленко, М.В. Цвирка, В.П. Кораблёв

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия
pavlenko@ibss.dvo.ru

Цокоры, *Myospalacinae* – специализированная к подземному образу жизни группа грызунов, эндемиков востока Азии, слабо изученная в таксономическом и эволюционном плане. Рассматривается систематиками чаще в ранге подсемейства *Myospalacinae*, включающем один рецентный род некорнезубых цокоров *Myospalax*, внутри которого выделяют два подрода, объединяющих цокоров с различными конструктивными особенностями черепа: *Eospalax* и *Myospalax* (Павлинов, 1995; Fan, Shi, 1982; Lawrence, 1991; Musser, Carleton, 2005), либо выделяют два рода - *Myospalax* и *Eospalax* (Zheng, 1994). В состав подсемейства включают от 7 до 11 современных видов, четыре из которых распространены на территории России.

В сообщении представлены результаты исследования генетического разнообразия и филогенетических отношений цокоров (*Myospalax myospalax*, *M. aspalax*, *M. armandii*, *M. psilurus*, *M. fontanierii*, *M. smithi*, *M. rufescens*, *M. rothschildi*, *M. cansus*, *M. baileyi*), полученных на основе секвенирования двух митохондриальных маркеров – цитохрома b и гипервариабельного участка D-петли. Образцы для исследования (*M. myospalax*, *M. aspalax*, *M. armandii*, *M. psilurus*, *M. smithi*, *M. rufescens*) собраны в экспедициях БПИ ДВО РАН (1998-2007 гг.). Нуклеотидные последовательности *M. fontanierii*, *M. rufescens*, *M. rothschildi*, *M. cansus*, *M. baileyi* заимствованы из библиотеки GeneBank.

По данным секвенирования нуклеотидных последовательностей (цитохром b) показано, что подсемейство *Myospalacinae* является монофилетической группой, внутри которой строго не выделяются группировки соответствующие подродовому делению. Выявлена согласованная топология филогенетических реконструкций (NJ, ML, ME). Представители подрода *Myospalax* образуют отдельную группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки, внутри которой выделяются подклады *M. psilurus* и *M. aspalax*. Виды, относимые систематиками к подроду *Eospalax*, образуют как минимум две группы с высокой статистической поддержкой, одна из которых включает особей *M. fontanierii*. Внутри второй группы распределены остальные виды с территории Китая, каждый, формируя свою собственную ветвь.

Результаты согласуются с данными секвенирования нуклеотидных последовательностей гипервариабельного участка D-петли (Цвирка и др., 2009; Tsvirka et al., 2009), и не противоречат общей картине, основанной на анализе морфологических (Пузаченко и др., 2009), кариологических (Кораблев и др. 2007; 2009), аллозимных (Павленко, Кораблев, 2003; 2006) и молекулярных (RAPD) (Tsvirka et al, 2009; Цвирка и др., 2009) характеристик, дифференцируя выборки из юго-восточного Забайкалья, отнесенные нами к *M. aspalax* и *M. armandii*, как близкие виды. В то же время, наши результаты по изменчивости ядерной (RAPD) и митохондриальной ДНК, отличаются от данных сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей генов мтДНК (12S рРНК + цитохром b), полученных китайскими коллегами (Zhou & Zhou, 2008).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ_ГФЕН (грант № 06-04-39015) и ДВО РАН (гранты № 09-III-B-138, № 10-III-B-06-107).

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ВИДЕ В БИОЛОГИИ ОТ АНТИЧНОСТИ ДО СОВРЕМЕННОСТИ

И.Я. Павлинов

*Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова
igor_pavlinov@zmmu.msu.ru*

Понятие «вид» впервые появилось у Платона и Аристотеля как часть универсальной логической родовидовой схемы, оно не имело фиксированного содержательного смысла, использовалось для обозначения как групп организмов, так и их свойств. Почти исключительно как логическая универсалия это понятие использовалось в систематике вплоть до середины XVIII в., что давало основание номиналистам отвергать реальность вида. Эта номиналистическая традиция продолжилась в XIX и в XX вв. – таким образом вид трактуют биологи, склонные как к натурализму (от Бюффона до Добжанского), так и к логике (от Бентама до Джилмура).

Данное понятие впервые было онтологизировано в середине XVIII в. Линнеем как обозначение реально существующих групп организмов определённого уровня общности. Однако во второй половине XIX в. ранние эволюционисты (Дарвин и др.) отвергли выделенность линнеевского вида как особой категории: он стал рассматриваться просто как одна из многих эволюционных единиц наряду с расами и др. Этот «кризис концепции вида» (Майр) имел два важных следствия: а) перенос внимания с вида на популяцию и б) «детаксономизацию» популяционно-видовых единиц. Концепция биологического вида (30е годы XX в.) вновь подтвердила особый статус этой категории, но оказалась очень ограниченной по применимости: Добжанский полагает, что у организмов с бесполом размножением нет видовой организации. В 60-90е гг. появилось около двух десятков концепций вида – структурных, эволюционно-филогенетически, экологических. Одни из них рассматривают вид на уровне онтологии, выявляя признаки «видовости»; иные предлагаются как операционные, не претендующие на особую биологическую содержательность.

Современное содержание проблемы вида сводится к противоречию между стремлением к единой всеохватной концепции вида и невозможностью её разработки. Основной вопрос проблемы таков: это противоречие устранимое или принципиальное? Видовой монизм предполагает устранимость, видовой плюрализм – принципиальность. Для ответа на этот основополагающий вопрос необходимо научиться корректно выстраивать нечто вроде «теории вида». Общетеоретической основой для неё может быть представление о биоте как о развивающейся неравновесной системе, неким элементом которой является видовая единица. Такой подход позволит выстроить «концептуальную пирамиду», включающую понятийные конструкты разных уровней общности. На вершине этой пирамиды располагается базовая теоретическая модель, в которой указаны общие причины возникновения и существования видовой единицы как элемента биоты. Концепции среднего уровня соответствуют её частным аспектам или отдельным свойствам. На низшем уровне иерархии «пирамиды» лежат операционные концепции, разрабатывающие практические критерии распознавания конкретных единиц. В такой ситуации видовой плюрализм на среднем и низшем уровнях неизбежен.

Частью этого плюрализма является признание того, что по мере эволюции биоты и её общей структуры постепенно формировалась «видовость» за счёт развития механизмов поддержания видовой устойчивости. На разных уровнях и в разных отделах общего «Дерева жизни» видовая структура объективно разная: организмы различаются как по степени выраженности (дискретности), так и по механизмам устойчивости видовых единиц. Это допускает использование общего понятия таксономического вида как способа описания структуры разнообразия, но делает бессмысленным использование для этого каких-то однотипных категорий признаков.

ЗНАЧЕНИЕ ИЗУЧЕНИЯ МЕЙОЗА У ХРОСОМОНО-ПОЛИМОРФНЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С.В. Павлова, Р.С. Наджафова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
swpavlova@mail.ru*

Млекопитающие являются группой животных, кариотипически хорошо изученной. Среди них обнаружено много видов с различной степенью кариотипической изменчивости. Существует два типа внутривидовой хромосомной изменчивости: хромосомный полиморфизм (внутри- и межпопуляционная изменчивость с образованием гетерозигот) и хромосомная политипия (фиксированные межпопуляционные различия). Для каждого из видов характерен свой вариант изменчивости хромосом, и более того виды с одним и тем же типом перестроек различны по составу и числу варьирующих хромосом. Нередко сочетаются оба типа изменчивости, политипия и полиморфизм.

Полиморфные кариотипы спорадически встречаются в популяциях вида, и зачастую их выявление случайно. В случайных выборках соотношение полов часто бывает сдвинуто в ту или иную сторону, т.е. могут быть отловлены только самки или неполовозрелые зверьки. Однако исследовать ход мейотических делений методически гораздо проще у самцов и наиболее предпочтительно перед сезоном размножения. Наиболее значимыми объектами исследования мейоза являются гетерозиготные особи из природы. При внутривидовой политипии хромосомные формы обычно распространены парapatрически по ареалу и в местах контакта гибридизируют друг и другом. Хорошая изученность географического распространения хромосомных форм позволяет предсказывать и систематически исследовать зоны контакта и гибридизации и позволяет изучать мейоз у природных простых и сложных (гибридов) гетерозигот. У гибридов исследование хода мейоза (наличие полного спектра фаз первого деления мейоза, ожидаемых мейотических конфигураций согласно кариотипическому статусу особи, сформированных сперматозоидов) особенно важно, так как косвенно позволяет сделать выводы о стерильности/фертильности потомков двух разных хромосомных форм и тем самым дает возможность предположить степень и направленность потока генов через гибридную зону, а также оценить статус гибридизирующих форм.

В докладе представлены материалы из двух гибридных хромосомных зон, недавно впервые выявленных в двух группах мелких млекопитающих на европейской территории России – обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) и обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*). Составлен список видов млекопитающих России, представляющих интерес для мейотического изучения.

Работа входит составной частью в исследования, поддержанные Грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-1155.2009.4).

СТРУКТУРА ВИДА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ХРОСОСОМНЫЕ РАСЫ И ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ

А.В. Поляков

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия.
polyakov@bionet.nsc.ru

Структура вида обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) представлена множеством (>70) хромосомных рас, группирующихся на основе филогенетической близости в четыре кариотипические группы. В Западной Сибири распространены бурозубки двух хромосомных рас – новосибирской (*go, hn, ik, mp, qr*) и томской (*gk, hi, mn, o, p, q, r*), которые представляют две кариотипические группы – восточноевропейскую и сибирскую соответственно. В районе контакта ареалов этих рас сформирована зона вторичного контакта, в которой успешно происходит межрасовая гибридизация.

Анализ характера распределения хромосомных вариантов, проводившийся в районе вторичного контакта двух хромосомных рас, позволил выявить дифференцированный поток генов между контактирующими хромосомными расами. На основании динамики отдельных хромосомных вариантов была произведена приблизительная оценка продолжительности контакта изучаемых рас, которая составляет примерно 2000 лет.

Анализ морфологических признаков показал, что, не смотря на продолжительный контакт, бурозубки двух хромосомных рас сохраняют существенные различия даже в центре зоны интрогрессии – в районе наиболее интенсивной гибридизации. Оценка генетического расстояния между ними, сделанная с помощью анализа молекулярно-генетических маркеров, подтвердила данные морфологического анализа. Генетическое расстояние между расами демонстрирует существенную дивергенцию и соответствует как минимум подвидовому уровню.

Результаты проведенных исследований позволяют предположить, что существование генетического барьера между западносибирскими хромосомными расами обыкновенной бурозубки связано, прежде всего, с генной дивергенцией. Наличие устойчивого барьера, препятствующего потоку генов, предоставляет возможность для дальнейшего накопления межпопуляционных различий и постепенную дивергенцию хромосомных рас до уровня видов.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗОНЫ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ДВУХ ФОРМ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS ARVALIS*) ВО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

С.Г. Потапов¹, Н.Ш. Булатова¹, Л.А. Лавренченко¹, Ф.Н. Голенищев².

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва,

²Зоологический институт РАН, С.-Петербург

sgpotapov@sevin.ru

Зоны естественной гибридизации между ранее дивергировавшими популяциями предоставляют широкие возможности для исследования динамики генного потока и последствий нарушения коадаптированных геномов. На основании выявленного уровня генетической дифференциации между двумя 46-хромосомными формами обыкновенной полевки (“arvalis” и “obscurus”), которая соизмерима с таковой между “хорошими” видами серых полевок, их реципрокной монофилии, выявляемой по митохондриальным и ядерным маркерам, устойчивости различий между ними по хромосомным и молекулярно-генетическим признакам на всем пространстве их ареалов эти две формы следует рассматривать как полувиды и обозначать номенклатурно, как самостоятельные виды. Выявленный уровень генетической дифференциации для гена цитохрома b между *Microtus arvalis* и *M. obscurus* (4,6% нуклеотидных замен) является соизмеримым с таковым между *M. arvalis* и видом-двойником *M. rossiaemeridionalis* (6,1%), а также между *M. obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* (5,8%).

Было проведено исследование зоны естественной гибридизации между двумя формами обыкновенной полевки *M. arvalis* и *M. obscurus* в Ковровском районе Владимирской области (56°20' с.ш. / 41°25' в.д.) с использованием цитогенетических, ядерных (генов и микросателлитов) и митохондриальных генетических маркеров. Молекулярно-генетический анализ 25 кариотипированных и 36 некариотипированных особей из зоны гибридизации, ширина которой не превышает 10 км., показал присутствие у подавляющего большинства исследованных особей митохондриального генома *M. arvalis*, что свидетельствует об ассиметричной интрогрессии митохондриальной ДНК, которая обратно коррелирует с расселительной способностью вида. Для гибридной зоны характерно практически полное отсутствие “чистых” представителей исходных родительских форм и явный дефицит гетерозиготных особей, обладающих строго “промежуточными” хромосомными наборами (гибридов первого поколения), причем наблюдается определенное соответствие в характеристиках отдельных особей по хромосомным и ядерным маркерам. Реально наблюдаемое количество гетерозиготных особей в популяции гибридной зоны в три раза ниже их теоретически ожидаемого количества при данных частотах аллелей. Вполне возможно, что различия во встречаемости гетерозиготных особей в выборках, отловленных в разные годы, связаны с такой популяционной характеристикой, как колебания численности популяции (в 2004 году отмечалась относительно более высокая численность полевок, чем в 2001 и 2005 годах). Следует отметить также существенные различия в ширине клины для хромосомных и ядерных маркеров *M. obscurus*. Оценка вклада *M. obscurus* в геномы особей гибридной популяции, исходящая из частот аллелей ядерных маркеров, оказывается ниже таковой, исходящей из соотношения акро- и метацентрических хромосом. Подобный феномен может быть объяснен как действием отбора против гибридов первого поколения, так и пространственной структурированностью гибридной популяции.

Работа выполнена при финансовой поддержке проектов РФФИ №№ 07-04-00102 и 08-04-00754.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ И ФАКТОРЫ ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

Е.Г.Потапова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
lena-potapova@yandex.ru*

Морфологическая дифференциация является одним из проявлений видообразования. Становление морфологической специфики вида обусловлено влиянием сложного комплекса факторов (исторических, адаптивных, морфогенетических, и др.). Выявление роли этих факторов в преобразовании черепа на внутри- и межвидовом уровне исследовано на примере ряда модельных видов грызунов (соневых *Gliridae* и хомяковых *Cricetidae*) и двух видов хищных (соболь и куница). Особое внимание уделено изучению влияния адаптивного фактора. На примере хищных рассмотрено влияние гибридизации на проявление морфологической специфики. Обсуждаются вопросы о соотношении морфологической и молекулярно-генетической дифференциации.

Морфологическая дифференциация возникает в результате накопления разнонаправленных изменений структуры в разных популяциях. Ее характер и глубина, а также устойчивость на начальных стадиях филогенетического развития зависят от специфики (природы) изменяющегося вида и «жесткости» внешних условий, в которых осуществляется преобразование.

В рамках адаптивной теории эволюции морфологические преобразования при видообразовании прямо или косвенно принято связывать с процессом становления адаптаций. Однако, учитывая многофакторную обусловленность процесса, четко выявить адаптивную составляющую преобразований, удастся далеко не всегда.

На исследованных видах было показано, что «потенциально адаптивные» морфологические преобразования на внутривидовом уровне могут возникать в результате спонтанной (случайной), корреляционной или модификационной изменчивости и на этом уровне могут быть как селективно нейтральными, так и адаптивно значимыми. В определенных (необычных для вида) условиях адаптивно нейтральная изменчивость может проявляться как адаптивно значимая и в конечном итоге развиваться как филогенетическая адаптация.

У некоторых видов по ряду адаптивно значимых параметров были выявлены морфологические корреляции с экологическими условиями, для других видов такой взаимосвязи не обнаружено. Преобладающая роль исторической составляющей в становлении морфологической дифференциации черепа выявлена для большинства исследованных видов. Последнее находит косвенное подтверждение в достаточно высокой степени соответствия морфологических и молекулярно-генетических реконструкций внутривидовой дифференциации исследованных форм,

Теоретически можно предположить, что адаптивные морфологические изменения на начальных стадиях внутривидовой дифференциации могут быть обратимы (в зависимости от изменяющихся условий). Стабилизация морфологических особенностей, которые по отдельности или в определенном сочетании могут быть оценены как видоспецифические, происходит на уровне вида. Степень межвидовых различий в разных группах различна. Попытки на практике найти тот уровень морфологической обособленности, который с достаточно высокой вероятностью позволял бы предполагать видовой статус формы, оправданы (и то с оговорками) лишь в рамках исследования конкретной группы.

Работа выполнена при поддержке Программы «Биоразнообразие» (2.6.1) и РФФИ 09-04-01303-а.

КРАНИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОБОЛЯ, ЛЕСНОЙ И АМЕРИКАНСКОЙ КУНИЦ

М.Н. Ранюк, В.Г. Монахов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
ranjuk@ipae.uran.ru

Семейство Mustelidae считается древнейшим среди млекопитающих (Ромер, 1939), хотя современные представители рода *Martes*, или собственно куниц, появились относительно недавно (середина плейстоцена, около 100-200 тыс. лет назад). Глобальные изменения климата вызвали расчленение ареала единого предка современных куниц, и из сохранившихся очагов обитания предположительно формировались ареалы существующих ныне видов рода *Martes*. Но, не смотря на относительную географическую изоляцию и формирование собственных популяционно-экологических структур, куницы сохранили очень большое морфологическое сходство между собой. Так, по строению черепа лесная куница *M. martes*, американская куница *M. americana* и соболь *M. zibellina* практически не отличаются. Данная особенность позволяет использовать сравнительный анализ изменчивости гомологичных краниальных структур для оценки филогенетических отношений внутри рода и уточнить пути радиации видов. Цель исследования на основе краниологических признаков черепа проанализировать межвидовую изменчивость представителей рода *Martes*. Задачи включают в себя классификацию черепов соболя, лесной и американской куницы, основанную на данных по 18 стандартным метрическим признакам и по 22 гомологичным неметрическим признакам черепа.

Всего в исследование включены 61 американская куница, 564 лесных куницы и 1408 соболей. Самые крупные размеры черепа у камчатских соболей (кондилобазальная длина (КБД, мм) \pm ст.ош., самки (+) 80.1 ± 0.35 ; самцы (>) 88.4 ± 0.27), самые мелкие среди изученных соболей животные из районов Прибайкалья (КБД + 73.7 ± 0.21 ; > 80.0 ± 0.21). Из изученных лесных куниц самые крупные размеры у выборки с Кавказа (КБД + 78.4 ± 0.32 ; > 85.4 ± 0.32), самые мелкие черепа у пермских лесных куниц (КБД + 73.2 ± 0.59 ; > 80.2 ± 0.73). Среди американских куниц самые крупные размеры у особей с территории штата Аляска (КБД + 75.7 ± 0.83 ; > 84.5 ± 0.70), наименьшие размеры среди исследованных у канадских куниц с озера Онтарио (КБД + 70.1 ± 1.78 ; > 80.1 ± 0.89). У включенных в данный анализ 6 особей тихоокеанской куницы *Martes caurina*, имеющих спорный видовой статус, средние размеры черепа (КБД + 73.5 ± 0.89 ; > $78,0 \pm 1.26$).

По результатам стандартной модели дискриминантного анализа исследованных популяций трех видов *Martes* на основе неметрических признаков черепа все три вида значимо ($\min F_{(41, 1966)} = 2.48$; $p < 0.001$) отличаются друг от друга. Исследованные тихоокеанские куницы *M. caurina* в проявлении неметрических признаков черепа значимо не отличаются от американских куниц. Доля правильных классификаций составила 87,3%.

По результатам исследования три близкородственных вида *Martes* отличаются друг от друга в проявлении краниологических характеристик, причем американская куница занимает некое промежуточное положение между соболем и лесной куницей. Найденные различия могут свидетельствовать о специфических путях микроэволюции трех видов куниц после предположительного разделения ареала их общего предка в результате оледенения северного полушария в среднем плейстоцене. Значимых различий в проявлении метрических и неметрических признаков черепа между изученными особями *M. caurina* и *M. americana* не обнаружено.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНА ЦИТОХРОМА b В ПОПУЛЯЦИЯХ ХРОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOEX ARANEUS L.*)

А.А. Распопова¹, А.А. Банникова², С.В. Павлова¹, Н.А. Щипанов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва
alopez80@gmail.com

При изучении филогеографии обыкновенной бурозубки (*S. araneus*) с помощью митохондриальных маркеров было показано, что гаплотипы образуют звездообразную филогению, а меж- и внутривидовая изменчивость значительно превышает межрасовую (Lugon-Moulin et al. 2000, Bannikova et al. 2003, Anderson et al. 2005). Рассматривая поток генов между популяциями *S. antinorii* (ранее раса Valais), исследователи пришли к выводу, что разнообразие в популяциях и общее сходство гаплотипов между популяциями может быть объяснено, если допустить миграцию, смещенную в сторону самок (Fivaz et al. 2003). Неожиданно высокая доля размножающихся самок среди нерезидентного населения была обнаружена и в восточно-европейских популяциях *S. araneus* (Щипанов и др. 2008).

В настоящей работе проанализирована изменчивость мтДНК *S. araneus* в 15 выборках 6 хромосомных рас (Сок, Москва, Мантурово, Печора, Кирилов, Серов), распространенных на европейской территории России. Обнаружена высокая вариабельность фрагмента гена цитохрома b (около 700 н.п.): 1) на 111 изученных зверьков выявлено 64 гаплотипа; 2) доля полиморфных локусов ≈ 0.1 . Во всех выборках выявлены гаплотипы, характерные практически для всех рас («межрасовые»), они составляют около 0.1 от общего числа гаплотипов (38% особей). При этом наиболее частый из гаплотипов встречается у 23% особей. Доля «уникальных» (обнаруженные только у одной особи) гаплотипов – 0.78 (45% особей). Среди гаплотипов, обнаруженных более одного раза, доля эксклюзивных (встречающихся только в одной выборке) не превышает 0,07. Из оставшихся – 4 гаплотипа отмечены только для определенной расы (1 для расы Москва, 3 для расы Сок), прочие принадлежат особям разных рас.

Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) показал, что вклад изменчивости между хромосомными расами в разнообразие общей выборки незначительный – меньше 1%, тогда как межпопуляционные различия обуславливают около 8% общей изменчивости.

Межпопуляционная изменчивость для расы Сок, географическое расстояние между выборками которой от 30 до 1300 км, составила более 15%. Этот же показатель для расы Москва, где географическая дистанция между выборками составляет всего лишь от 1 до 4 км, меньше 1%. Тем не менее, для расы Сок показано, что ясная корреляция уровня различий (попарная F_{ST}) с расстоянием обнаруживается только в случае, когда в анализ включена наиболее удаленная популяция (с. Дьяковка). Однако, для объединенных выборок расы Москва и расы Сок из с. Дьяковки (1000 км), попарная $F_{ST}=0,15$, что соответствует расстоянию порядка 100 км между выборками расы Сок. Кроме того, в Дьяковке, у 8 особей из 13 обнаружены гаплотипы, встречающиеся и в других выборках на расстояниях более 1000 км. Рассчитанная в программе Arlekin 3.11 Евклидова дистанция рассматриваемых гаплотипов (от наиболее обычного) не коррелирует с частотой их встречаемости. Возможно, это говорит о том, что расы возникли недавно на основе нескольких матрилиний, сохранявшихся в разрозненных рефугиумах и неоднократно перемешивавшихся еще до разделения вида на расы.

Работа поддержана грантами РФФИ 08-04-00553, 08-04-00029, ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282) и Грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-1155.2009.4).

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЗОНЕ СИМПАТРИИ ПОЛЕВОК ПОДРОДА *MYODES*

Е.Н. Родченкова,¹ Н.И. Абрамсон,¹ Ю.А. Давыдова,² С.В. Мухачева,² И.А. Кшнясев²

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

² Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
rodchenkova@gmail.com

Односторонняя интрогрессия митохондриального генома от красной полевки (*Myodes rutilus*) к рыжей полевке (*M. glareolus*) впервые была обнаружена в Скандинавии (Tegelstrom et al., 1987). До сих пор частично описана пространственная структура зоны отдаленной гибридной между *M. glareolus* и *M. rutilus*, не определено ее вероятное место прохождения и время. Недавно были обнаружены следы современной гибридной (Абрамсон и др., 2009), но остается неясным насколько типично это явление и какие возможные факторы, приводят к межвидовым скрещиваниям. Из зоны симпатрии изучено 867 экземпляров рыжей полевки и 148 образцов красной полевки. Генетическая дистанция на основе изменчивости цитохрома b между гаплотипами *M. rutilus* и *M. glareolus* близких к *M. rutilus* составляет 0.47%, что указывает на давность гибридной. Генетическое разнообразие *M. glareolus* с гаплотипами *M. rutilus* ниже ($Hd=0.95\pm 0.01$; $Pi=0.35\pm 0.03$), чем у *M. rutilus* ($Hd=0.97\pm 0.01$; $Pi=0.42\pm 0.03$) и у *M. glareolus* ($Hd=0.97\pm 0.01$; $Pi=0.41\pm 0.02$). Идентичные гаплотипы *M. glareolus* близкой к *M. rutilus* встречаются в популяциях Белого моря, в Архангельской, в Свердловской, в Челябинской и в Оренбургской областях. На основе полученных данных можно сделать предположение, что особи *M. glareolus* с гаплотипами *M. rutilus* расселились из одного источника от небольшого количества основателей и/или в недавнее время.

Как уже отмечалось (Абрамсон и др., 2009), современный гибридный F1 *M. glareolus* и *M. rutilus* был пойман в Висимском государственном природном биосферном заповеднике. Эта находка способствовала дальнейшему детальному изучению уральских популяций рыжей полевки. Данные по многолетним сборам позволяют выяснить степень регулярности современной гибридной. Методом ПЦР-типирования исследовано 624 образца *M. glareolus*, собранных в период с 2004 по 2009 года из 17 локалитетов со Среднего и Южного Урала. Выяснено, что частота встречаемости *M. glareolus* с чужим гаплотипом не зависит от фазы популяционного цикла рыжей полевки. Особи рыжей полевки с чужим гаплотипом встречаются в Свердловской области с частотой 14.8% (N=513), в Челябинской обл. 93.4% (N=61), а в Оренбургской обл. 100% (N=21). Из 624 экземпляров *M. glareolus* 138 оказались *M. glareolus* с чужим гаплотипом. Все *M. glareolus* близкие к *M. rutilus* были изучены с помощью ядерных маркеров. Тестировалось 14 микросателлитных локусов, два (MsCg9; LIST-3-001) из которых в дальнейшем использовались для выявления современных гибридов, т.к. практически не перекрываются по длинам аллелей у *M. glareolus* и *M. rutilus*. Образцы, которые несли по одной аллели каждого вида, исследовались по фрагменту ядерного гена LCAT, в котором имеются однонуклеотидные видоспецифичные замены (SNP). В ходе анализа больше не было обнаружено ни одного гибрида F1.

В год поимки современного гибрида (2005 год) для рыжей полевки отмечена депрессия численности (Кшнясев, Давыдова, 2007) при ежегодной малочисленности красной полевки на исследуемом участке. Малочисленность обоих видов, когда особи испытывают дефицит конспецифичных половых партнеров, может быть фактором, приводящим к гибридной. Причинами резко неравномерной численности видов и соотношения полов могут быть как послеледниковые экспансии, так и антропогенные изменения среды.

В-ХРОМОСОМЫ И ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *APODEMUS PENINSULAE* (RODENTIA)

Г.В. Рослик, И.В. Картавцева

Биолого-почвенный институт РАН, Владивосток, Россия
roslik_g@mail.ru

Для восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906, распространенной в лесных и лесостепных зонах Центральной и Восточной Сибири, Дальнего Востока России, Северной Монголии, Китая, Кореи и Японии, описано шесть слабо дифференцированных подвидов (Павленко, 1989). Для некоторых подвидов прослеживается корреляция по числу добавочных (или В-) хромосом, варьирующих от 0 до 30 (Борисов и др., 2009), а также характеру дифференциального окрашивания (Kartavtseva, Roslik, 2004) и составу ДНК В-хромосом (Rubtsov et al., 2004).

Изучение кариотипов *A. peninsulae* Дальнего Востока России (n=355) позволило выявить варьирующее от 0 до 7 число В-хромосом, а также преимущественную встречаемость животных (61.7 %) с мозаичным кариотипом (Рослик, Картавцева, 2009). Состав ДНК В-хромосом дальневосточных животных оказался однородным, в отличие от гетерогенного состава ДНК В-хромосом мышей Сибири (Rubtsov et al., 2004). Дальнейшее исследование размерно-морфологических характеристик В-хромосом дальневосточных популяций мышей позволило выявить до 78 вариантов системы В-хромосом. Спектры числовых и размерно-морфологических сочетаний В-хромосом у особей-мозаиков были более многообразны по сравнению с группой мышей со стабильным кариотипом, хотя преобладающие варианты системы В-хромосом различались лишь частотой встречаемости в группах мышей со стабильным и мозаичным кариотипами. В преобладающих вариантах присутствовали как 0 В-хромосом, так и 1-2 метацентрические В-хромосомы мелких и средних размеров. Однако максимальные числа В-хромосом (5-7) зарегистрированы у небольшого числа особей-мозаиков. В целом особи-мозаики имели более широкие спектры изменчивости числа В-хромосом, чем мыши со стабильным кариотипом. Сходное мнение о возрастании спектров числовой изменчивости В-хромосом у мозаичных животных имеют исследователи сибирских популяций этого же вида (Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980).

Тот факт, что в популяциях восточноазиатской мыши и некоторых других видов млекопитающих постоянно поддерживаются высокие доли особей-мозаиков, может свидетельствовать в пользу того, что варианты сочетаний определенных чисел В-хромосом у мозаиков, выполняют какую-то адаптивную роль в тот или иной момент переживания популяцией неблагоприятных условий среды.

Следует заключить, что дальневосточные особи *A. peninsulae* оказались весьма гетерогенными в цитогенетическом аспекте. Анализ системы В-хромосом *A. peninsulae* не выявил четких отличий, дифференцирующих географические популяции на материковой части Дальнего Востока России. Наиболее сложная система В-хромосом выявлена у мышей Приморского края, который, вероятно, может являться одним из рефугиумов предположительного расселения вида.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов ДВО РАН: 09-Ш-А-06-168, и 09-П-СО-06-007

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ ГИБРИДАМИ КРАСНОЙ И РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

М.В. Рутовская, А.А. Соктин, О.В. Осипова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
desmana@yandex.ru

На НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН был проведен эксперимент по принудительной гибридизации рыжих (*Clethrionomys glareolus*) и красных полевков (*C. rutilus*), отловленных в Томской области (Осипова, Соктин, 2006). Писки полевков были записаны с помощью цифрового магнитофона Tascam NoDA-P1 и микрофона SENNHEISER K6. Всего записано по 20 сигналов от каждой особи обоих видов (по 20 зверьков), гибридов I поколения (27 особей двух форм: F1.1 – самки красные X самцы рыжие и F1.2 – самки рыжие X самцы красные) и беккроссов (45 особей всех 4 вариантов возвратного скрещивания). Измеряли длительность, доминантную частоту, квантили 25 %, 50 %. 75% звуков с помощью профессиональной программы Avisoft-SASLab pro.

При анализе частотных характеристик звуков гибридов по признаку происхождения обнаружено, что в первом поколении на наследование частотных параметров оказывают большее влияние самцы. Однако у беккроссов эта тенденция не прослеживается.

Частотные характеристики звуков полевков сравнивали с морфологическими признаками гибридов и родительских видов: длиной и цветом хвоста, окраской спины. Рыжие полевки отличаются длинным хвостом. Хвост красных полевков короче. У гибридов длина хвоста имеет промежуточные значения и положительно коррелирует с долей генетического вклада каждого вида, а также с частотными параметрами их акустических сигналов. Эта корреляция обратозависимая: частота звука тем больше, чем короче хвост у особи. Это согласуется и с данными по родительским формам: у короткохвостых красных полевков достоверно выше все частотные характеристики сигналов. Однако сравнение частотных параметров звуков беккроссов разных типов показало, что их зависимость от генетического вклада каждого вида не однозначна.

Окраска верхней части хвоста у рыжих полевков серая, а у красных – рыжая. У 67% гибридов F1.1 рыжий хвост, у 33% – серый, а гибриды F1.2 имеют хвост серого цвета. Частотные характеристики звука достоверно отличаются у зверьков с разной окраской хвоста ($F_{6,12}=4.167$, $p<0.001$). Причем их средние значения у серохвостых зверьков (признак рыжей полевки) выше, чем у рыжих, что оказывается прямо противоположно данным по родительским видам. У беккроссов расщепление по этому признаку более сложное, с появлением промежуточной окраски хвоста. Зверьки с этим признаком издают писки, не отличающиеся по частотным характеристикам от особей с рыжими хвостами.

Окрас тела рыжих полевков оценивался как рыже-серый, красных – как ярко-рыжий. Гибриды формы F1.1 имели ярко-рыжий окрас, а гибриды формы F1.2 были темно-рыжими. Частотные характеристики криков темно-рыжих гибридов оказались выше, чем ярко-рыжих ($F_{6,12}=3.621$, $p<0.001$). У беккроссов расщепление по данному признаку также более сложное с появлением промежуточного темно-рыжего окраса. Зверьки с этим признаком издают писки по частотным характеристикам, не отличающиеся от особей с рыже-серым окрасом (признак рыжей полевки).

Длительность писков гибридных полевков имеет прямую зависимость от доли генетического вклада каждого вида ($R=0.08$, $p<0.0001$).

Таким образом, акустические признаки связаны с фенотипическими признаками. Можно предположить, что параметры звуков наследуются таким же образом, как и фенотипические признаки, что в итоге не позволяет выявить линейную связь между вкладом каждого вида в формирование акустического сигнала гибридных форм.

ПОСЛЕЛЕДНИКОВАЯ ИСТОРИЯ БУРОГО МЕДВЕДЯ КАК ВОЗМОЖНАЯ ГЕНЕРАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ФИЛОГЕОГРАФИИ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

У.Саарма,^{1*} М.Корстен,¹ А.П.Савельев,² И.Л.Туманов,³ А.В.Абрамов,⁴ А.А.Воробьёв,⁵
Н.И.Марков,⁵ Е.А.Ляпунова,⁶ С.Хо⁷, Дж.Дэвисон¹, Э.Вулла¹

¹ *Университет Тарту, Эстония,*

² *Всероссийский НИИ охотничьего хозяйства и звероводства РАСХН, Киров, Россия,*

³ *Западный филиал ВНИИОЗ РАСХН, Санкт-Петербург, Россия,*

⁴ *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия,*

⁵ *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия,*

⁶ *Институт биологии развития РАН, Москва, Россия,*

⁷ *Австралийский национальный университет, Канберра, Австралия,*

**Urmaz.Saarma@ut.ee*

Серией наших исследований (Molecular Ecology, 2007, **16**:401-413 и 2009, **18**:1963-1979) митохондриальной ДНК (мтДНК) медведей *Ursus arctos* из разных точек евразийского ареала выявлено много генетических клад. Филогенетически они распределяются в две группы: “восточную” и “западную”, которые занимают обширные географические области. Восточная группа состоит из многочисленных популяций Европы и Азии, тогда как западная – из малочисленных и фрагментированных популяций, находящихся под угрозой исчезновения. Первая включает в себя популяции центральных, северных и восточных районов Европы (Румыния, Словакия, Финляндия, северная Швеция, Эстония, Латвия и Россия), в то время как вторая представлена очагами в Центральной, Южной и Западной Европе (Словения, Польша, Румыния, Хорватия, Италия, Франция, Греция и Болгария).

На первом этапе (Saarma et al., 2007), проанализировав контрольный регион мтДНК от 231 зверя, мы изучили филогеографию европейских популяций бурого медведя и оценили филогенетические взаимоотношения материнских гаплотипов северо-восточной Европы (европейская часть России, Эстония и Финляндия). Исследованные медведи подразделяются на три гаплогруппы: одна включает зверей из всех трёх стран, вторая – медведей из России и Финляндии и третью составляют медведи почти исключительно из европейской части России. Четыре гаплотипа из европейской части России и Финляндии в точности соответствовали гаплотипам словацкого происхождения, что позволяет расценивать важность территории Словакии в древних демографических процессах этого вида. Основываясь на результатах этого исследования, мы выдвинули следующую гипотезу: во время или после последнего оледенения Западные Карпаты могли служить одним из самых северных рефугиумов или важным миграционным коридором на север Европы для медведей Восточной группы.

На втором этапе исследования (Korsten et al., 2009) были включены образцы мтДНК еще от 205 медведей из азиатской части России. В северной Евразии были выделены 4 близкие гаплогруппы, принадлежащие к отдельной кладе. Несколько гаплотипов присутствовали повсюду в пределах области исследования, в то время как на Камчатке была идентифицирована специфичная гаплогруппа. Обширная территория России населена бурими медведями, которые принадлежат исключительно к восточной группе.

Результаты анализа указывают на то, что метапопуляция бурого медведя Северной Евразии сравнительно недавно испытала быструю экспансию, которой предшествовала стадия жёсткого «бутылочного горлышка». Можно предположить, что современные популяции происходят от небольшого количества основателей из единственного рефугиума времён последнего ледникового максимума. Учитывая, что такая схема развития ранее была описана и для других видов млекопитающих, её можно рассматривать в качестве генеральной модели филогеографии палеарктических млекопитающих.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ГИБРИДНОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ ГРЫЗУНОВ

Л.Д. Сафронова

Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН
ldsafroнова@gmail.com

Гибридная стерильность является одним из изолирующих механизмов постзиготической репродукции, в которой важное место принадлежит полной или частичной стерильности гибридов. Одной из причин стерильности гибридов являются структурные перестройки хромосом, связанные с нарушениями мейоза. Одним из современных методов изучения раннего мейоза является электронно-микроскопический анализ (ЭМ) синаптонемных комплексов (СК). Этот метод обладает большей разрешающей способностью по сравнению со свето-микроскопическим и позволяет визуализировать структурные перестройки хромосом на ранних стадиях мейоза.

Удобной моделью для этих исследований являются домовые мыши *Mus musculus* несущие t-гаплотипы (t-комплекс), локализованный в проксимальной части 17-й хромосомы, представляющие собой серию хромосомных перестроек (четыре неперекрывающиеся инверсии), которые влияют на процессы сперматогенеза - мужскую фертильность. Впервые с помощью ЭМ анализа СК были продемонстрированы ультраструктурные нарушения мейоза, приводящие к стерильности.

Представлено исследование цитогенетических механизмов стерильности у внутривидовых гибридов, несущих различные варианты t-гаплотипов (t^{12}/t^{w18} , t^{Pa-1}/t^{w18} , t^{w5}/t^{w18}) и t-гаплотипы в сочетании с двумя транслокациями Rb(8,17) и T(16,17) 43Н, и межвидовых гибридов *Mus musculus tataricus* x T/t^{w73} ; *Mus musculus tataricus* (Азербайджан) x *M.domesticus* (Куба); *Mus musculus wagneri* x *Mus musculus* F1 и F2 (Прикаспий). Изучены гибридные самцы других родов грызунов: полевков рода *Terricola* (*T.majori* x *T.daghestanicus*); гибриды от скрещивания видов-двойников обыкновенной полевки *Microtus rossiameridionalis* x *M.obscurus*; гибриды крыс *Rattus rattus* (Прибалтика) x *R.flavirpectus* (Вьетнам). Проведенный ЭМ анализ СК пахитенных сперматоцитов стерильных компаундов (t^x/t^y) продемонстрировал высокую частоту (73%) неслучайной ассоциации между aberrантной аутосомой 17 и XY-бивалентом, что согласуется с гипотезой Форейта. На стадии пахитены происходит блокировка сперматогенеза. ЭМ анализ СК сперматоцитов стерильных гибридов обнаружил разные типы аномалий мейотических хромосом: нарушение синапсиса X-Y половых хромосом, высокую частоту унивалентов X- и Y-хромосом и замкнутые кольцевые X-Y-биваленты. Наблюдалась высокая частота ассоциаций транслокационных конфигураций с X-Y-бивалентом у гетерозигот, несущих различные t-гаплотипы в сочетании с транслокациями Rb(8,17) и T(16,17) 43Н. У межвидовых гибридных самцов различных видов грызунов (полевков и крыс), диких и лабораторных мышей с нарушенной плодовитостью определено поведение половых хромосом: выявлена аномалия - диссоциации X-Y половых хромосом. Результаты цитогенетических исследований с помощью ЭМ анализа СК позволяют рассматривать нарушения морфологии синаптонемных комплексов в качестве одной из основных причин стерильности гибридных самцов у млекопитающих. Представленные данные обсуждаются в свете новых моделей механизма нарушения мейоза. Рассматривается мейотическая инактивация половых хромосом (MSCI), при которой имеет место X-инактивация у самцов в течение сперматогенеза, когда зародышевые клетки входят в мейоз, мейотическое молчание хроматина асинаптических участков аутосом (MSUC), связанное с эпигенетической регуляцией генной экспрессии в мейозе.

ГИБРИДИЗАЦИЯ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*) И ПЕСЦА (*ALOPEX LAGOPUS*)

Е.Г. Сергеев¹, Л.Д. Сафронова²

¹ ГНУ НИИ пушного звероводства и кролиководства им. В.А.Афанасьева РАСХН, Россия

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

seg06@rambler.ru

Гибридикация – явление достаточно широко распространённое в животном мире. Описано много фактов появления гибридных форм среди пушных зверей. Практическая значимость отдалённой гибридикации заключается в получении новых и совершенствования существующих форм животных. Основным препятствием широкого использования гибридов является пониженная продуктивность или полная стерильность гибридных самок или самцов.

В настоящее время широкое распространение получили межвидовые гибриды серебристо-чёрной лисицы (*Vulpes vulpes*) и голубого песца (*Alopex lagopus*) (торговое название шкурки блю-фрост). В основном они получены искусственным осеменением: самка – песец, самец – лисица. Известно, что эти гибриды являются стерильными. У гибридов самцов ($2n=50$) серебристо-чёрной лисицы и голубого песца были обнаружены нарушения в первой профазе мейоза на стадии пахитены: интенсивная дегенерация клеток и отсутствие более поздних стадий, включая диакинез.

Нарушения мейоза гибридов могут быть изучены с помощью цитогенетических методов, в частности, электронно-микроскопического анализа синаптонемных комплексов (СК) сперматоцитов. Проведена фиксация семенников семи гибридов. Представлены результаты электронно-микроскопического анализа синаптонемных комплексов сперматоцитов гибридов серебристо-чёрной лисицы *Vulpes vulpes* ($2n=34$) и голубого песца *Alopex lagopus* ($2n=50$) на стадиях ранней-средней пахитены. Синаптонемные комплексы аутосомных бивалентов имели как типичную структуру, характерную для млекопитающих, так и гетероморфные аутосомные конфигурации, также обнаружены мультиваленты и асинаптические биваленты. Наблюдали диссоциацию X-Y половых хромосом. Несинаптирующие оси X-хромосомы были утолщены. Описанные нарушения синапсиса хромосом, вероятно, являются причиной дегенерации сперматоцитов и ареста сперматогенеза на ранних стадиях мейоза.

Таким образом, возможно определить на цитологическом уровне причину нарушения плодовитости (фертильности) животных. Значительные нарушения в структуре мейотических хромосом часто приводят к нарушению сперматогенеза.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы «Биоресурсы».

ЧИСЛЕННОСТЬ, ВОЗРАСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСОБЕННОСТИ ГИБРИДИЗАЦИИ ВОЛКА НА УКРАИНЕ

И.А. Смирнова, В.И. Домнич, А.В. Домнич, В.А. Пепко

*Запорожский государственный университет, Украина
domvidbio@rambler.ru*

Численность волка (*Canis lupus L.*) на Украине за 37 лет увеличилась более чем в 9 раз, с 282 особей в 1970 г. до 2,6 тыс. в 2007 г. Рост численности волка происходил постепенно, а в отдельные периоды наблюдалась интенсификация увеличения поголовья. Например, в 1978-1979 гг. прирост составлял 30,7–44,7%, при среднем значении за 37 летний период – 7% в год. В течение 2000-2007 гг. популяция волка вероятно стабилизировалась и наблюдались колебания численности в пределах 2,3–2,5 тыс. особей.

Официальная добыча волка всегда имела важное значение в регуляции его численности (Меч, 1970; Туманов, 2003). В 70^х - начале 80^х гг. изъятие из популяции на Украине превышало 90%, а в 2000–2007 гг. добыча колеблется от 38 до 64 %.

Возрастная структура волка, обитающего на Украине, так же как и численность, носит изменчивый характер. Так, в середине 80-х гг. XX ст. в целом по Украине в добыче доминировали прибылые и взрослые особи (Смирнов, Корытин, 1985). За период 2005-2009 гг. на кафедре охотоведения ЗГУ по методике Г. А. Клевезаль (1988) было проанализировано 64 черепа *Canis lupus* добытые на территории юго-востока Украины. Отмечено преобладание молодых зверей, в первую очередь 2^х-летних животных (32,3%). Практически равное количество прибылых и переярков (10,8 и 9,2%), а животных возрастом 3+ (15,4%). Волки возрастом старше 6 лет в выборке представлены единичными экземплярами (1,5 - 4,6%).

В качестве признаков определяющих принадлежность особей к волко-собачьим гибридам многие исследователи относят наличие белых когтей (Бондарёв, 2002), белых пятен, пегости и других отклонений в окрасе (Барабаш-Никифоров, 1957; Рябов, 1973;1985), а также количество цветовых зон на направляющих и остевых волосах (Назаренко, Гурский, 1970; Гурский, 1978). При осмотре шкур волка (n=49) добытых в течении 2005 – 2008 гг. нами отмечено наличие единичных встреч белых когтей (10%) и, в некоторых случаях, отклонения от нормального окраса в виде пятен, и слабовыраженной пегости (12%), однако количество цветовых зон всегда составляло четыре.

В 2006 г. в лабораторию ЗГУ был доставлен гибрид, совмещавший в себе признаки волка и собаки. Окрас - зонарно-серый, а строением тела особь более напоминала собаку. При осмотре черепа был отмечен значительно выраженный переход между лицевой и мозговой частью.

При сборе опросных сведений в 6 областях юго-востока Украины, отмечено, что волко-собачьи гибриды с явными внешними признаками встречаются в угодьях около 1-3 раз в год. В регионе Украинских и Польских Карпат, гибриды практически не встречаются (уст.н.сооб. И. Делегана; Jedrzejewski etc. 2004; 2007). В Крыму более 200 лет тому назад волк был редок (Паллас, 1795), а по данным А. И. Дулицкого (2001) последний «местный» представитель вида добыт в 1914 г и одиночные заходы наблюдались в 50-70^х гг. В настоящее время в степной части Крыма отмечены стаи волков (Домнич и др., 2009). Расширение ареала вида в Крыму продолжается и отмечены единичные гибриды.

В результате увеличения численности волков, случаи гибридизации уменьшаются, однако в некоторых случаях возможны контакты с собаками и при высокой плотности популяции, в первую очередь среди дефектных особей волков (Рябов, 1985). Возможно, незначительное количество волко-собачьих гибридов связано с тем, что основные процессы гибридизации в центральных областях Украины происходили в более ранние сроки, когда численность вида была намного ниже.

ДЕЙСТВИЕ МЕХАНИЗМОВ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

А.А. Соктин, О.В. Осипова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
clethr@mail.ru, o_osipova@mail.ru

Как известно у близких видов в зоне симпатрии формируются механизмы репродуктивной изоляции, хорошо работающие при оптимальных для видов условиях. Ранее для красной (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) и рыжей (*Cl. glareolus* Schreber, 1780) полевок (КП и РП), было показано, что при низкой численности одного из видов, возможна межвидовая гибридизация (Осипова, Соктин, 2008). Результаты молекулярно-генетических исследований подтверждают наличие как древней, так и современной гибридизации между этими видами (Абрамсон и др., 2009). Поэтому можно предположить, что механизмы репродуктивной изоляции при определенных условиях перестают работать либо работают ограниченно.

Целью данной работы было провести сравнительный анализ интенсивности размножения самок и оценить репродуктивный успех в различных вариантах скрещиваний.

Изначально нами была принята гипотеза, что гибридизация происходит при низкой численности одного из видов и имеет направленный характер, т.е. в дальнейшем гибридные самки ссаживались с самцами “отцовского” вида.

Во внутривидовых скрещиваниях к размножению приступили: КП – 70,3% самок, РП – 75%, среднее кол-во детенышей – $3,46 \pm 0,25$ и $3,74 \pm 0,21$ соответственно, при сравнении этих показателей значимых различий не выявлено. В межвидовых скрещиваниях к размножению приступили: +КПЧ?РП – 47,4%, +РПЧ?КП – 17,2%, среднее кол-во детенышей – $3,67 \pm 0,3$ и $3,0 \pm 0,55$, самки КП более успешно скрещиваются с самцами РП, чем наоборот $P < 0,01$, $t = 2,81$, по кол-ву детенышей различий не найдено. При сравнении с внутривидовыми скрещиваниями самки обоих видов предпочитают самцов конспецификов (КП – $P < 0,05$, $t = 2,07$; РП – $P < 0,001$, $t = 5,74$). При скрещивании гибридных самок F1 с самцами родительских видов получены следующие данные: +(КПЧРП)Ч?РП – приступили к размножению 46,2%, +(РПЧКП)Ч?КП – было получено всего 2 самки и обе размножились, среднее кол-во детенышей – $2,82 \pm 0,22$ и $3,9 \pm 0,64$, при сравнении этих данных с предыдущим и с внутривидовыми скрещиваниями, значительные отличия найдены в меньшей величине выводка у +F1от >РП, $P < 0,05$. При скрещивании самок беккроссов получены следующие данные: +((КПЧРП)ЧРП)Ч>РП – приступили к размножению 58,3%, +(РПЧКП)ЧКП)Ч?КП – 60%, среднее кол-во детенышей – $3,0 \pm 0,42$ и $3,15 \pm 0,5$, при сравнении полученных данных с внутривидовыми скрещиваниями значимых различий не найдено.

Проанализировав полученные результаты можно выдвинуть следующее предположение: в зоне симпатрии у КП и РП выработались изолирующие механизмы, которые включаются в каждом случае на определенной стадии. Так при низкой численности РП, небольшой процент самок РП спаривается с самцами КП, что блокирует массовую гибридизацию на этой стадии. Если же численность РП долгое время не восстановится, то возможна интрогрессия рп-генов в генотип КП, т.к. в последующих поколениях размножение проходит аналогично внутривидовому. При низкой численности КП самки этого вида более охотно спариваются с самцами РП, хотя интенсивность размножения несколько ниже внутривидового. Барьер возникает при размножении гибридных самок F1, у которых интенсивность размножения и среднее количество детенышей несколько ниже, со следующего поколения эти показатели достигают внутривидового уровня. Как показывают молекулярно-генетические исследования, в последне-никовый период произошла интрогрессия кп-генов в геном РП, что можно объяснить низкой численностью КП в месте гибридизации продолжительное время.

НЕСОГЛАСОВАННОСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТАКСОН-СПЕЦИФИЧНЫХ МАРКЕРОВ РАЗНЫХ СИСТЕМ НАСЛЕДОВАНИЯ (Я-, МТ-ДНК И ХРОМОСОМЫ) *MUS MUSCULUS* КАК СЛЕДСТВИЕ ОБШИРНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В ПРИМОРЬЕ

Л.Н. Спиридонова

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук,
spiridonova@biosoil.ru

Гибридные зоны предоставляют уникальный материал для исследования микроэволюционных процессов в природных популяциях. Для некоторых видов насекомых, птиц и грызунов показано, что в случаях гибридизации таксон-специфичные характеристики разных систем наследования (хромосомные, ядерные (я) и митохондриальные (мт)) распределяются по ареалу не одинаково (Ferris et al., 1983; Powell, 1983; Seifert, Goropashnaya, 2004). Результаты по разным молекулярным маркерам часто не согласуются как между собой, так и с морфологическими данными (Dean, Arnold 1996). Некоторые исследования указывают на более быструю интрогрессию мтДНК по сравнению с ядерными генами (Harrison et al., 1987). Подобное явление подчеркивает необходимость параллельного анализа яДНК, мтДНК и хромосом для изучения генетической структуры популяций, в особенности в зонах гибридизации (Seifert, Goropashnaya, 2004, Абрамсон, 2007). В нашей работе предпринята попытка объединить разные типы таксон-специфичных признаков для домашней мыши и дать комплексную картину генетической структуры их популяций.

Основной целью нашей работы было разрешение вопроса о соответствии подвидовых маркеров разных систем наследования друг другу. Задачей исследования явился анализ по разным выявленным ранее таксон-специфичным признакам (я-, мт-ДНК и хромосомы) каждого отдельно взятого животного и их сопоставление для выяснения картины генетической структуры популяций домашней мыши в условиях обширной гибридизации в Приморье.

Материал для исследования представлен 75 образцами *Mus musculus* из 8 точек Приморья. Кроме того, в работе использован материал, любезно предоставленный д-ром Х. Сузуки (1 обр. *castaneus*, Тайвань; 2 обр. *domesticus*, институт RIKEN, Япония), д-ром К. Аплином (4 обр. *castaneus*, Бангладеш, Мьянма) и проф. Тсучией (2 обр. *bactrianus*, Непал). В результате анализа оказалось, что такие сравниваемые признаки как RAPD-спектры яДНК и особенности отдельных хромосом, хотя и имеют одну и ту же природу, не связаны друг с другом и, более того, часто противоречат друг другу. Несогласованность наследования признаков ядерной и митохондриальной ДНК, а также хромосом у большинства исследованных особей является следствием обширной гибридизации, в которой участвуют от 2-х до 4-х подвидов домашней мыши.

Мы попытались, используя методы клонирования и секвенирования, найти связь между разными типами маркеров (яДНК и хромосомы), что, возможно, в дальнейшем будет использовано для более корректного выбора подвидовых характеристик ядерного и хромосомного уровней. Проведено секвенирование некоторых выявленных таксон-специфичных RAPD-фрагментов и установлены места их локализации на хромосомах. Показано, что некоторые сходные по размеру фрагменты состоят из двух разных ко-мигрирующих последовательностей, которые локализованы на различных хромосомах. Все секвенированные анонимные признаки локализованы в белок-кодирующих генах. Установлено функциональное значение генов, в состав которых входят маркерные последовательности. Отличия в таксон-специфичных RAPD-фрагментах связаны с изменениями в структуре важных функциональных генов, поэтому их можно с большей уверенностью отнести к значимым генетическим маркерам.

ГЕНОФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВИДА (*TALPA EUROPAEA*) В РАЗЛИЧНЫХ РЕГИОНАХ ЛИТВЫ

М. Стародубайте¹, А. Сруога^{1,2}, Д. Буткаускас¹, М.А. Потапов³, В.И. Евсиков³

¹Институт экологии Вильнюсского университета, Литва,

²Университет Витаутаса Великого, Литва,

³Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия
mari_lit@yahoo.com

С целью исследования генетических характеристик кротов (*Talpa europaea* L.) в Литве проведен изоферментный анализ печени данных насекомоядных (n=290) из 14-ти пунктов на территории республики. Для определения генетической изменчивости неспецифических белков (Np) и эстераз (Est) использован метод вертикального электрофореза в полиакриламидном геле. Обнаружено девять полиморфных локусов: Est-1, Est-2, Est-3, Np-1, Np-2, Np-3, Np-4, Np-5, Np-6. Определена различная частота аллелей и, соответственно, генотипов. Генетическая схожесть и различия между выборками по частотам аллелей и генотипов определены с помощью программы UPGMA (Unweighted pair – group method with arithmetic averaging) (Nei, 1972). Для изучения фенетической дифференциации кротов в Литве изучен 281 череп исследуемого вида. Выделено и проанализировано 17 неметрических признаков черепа кротов *Talpa europaea* и 40 их вариантов. Выполнены также стандартные краниометрические промеры (Lietuvos fauna, 1988; Юдин, 1989).

Полученные данные продемонстрировали генофенетические различия между субпопуляциями кротов из различных регионов Литвы. При этом выяснено, что для субпопуляций кротов на территории Литвы характерен мозаичный тип генофенетической изменчивости, отражающий независимость морфологической, фенетической и молекулярно-генетической эволюции кротов. Показано, что популяционная структура кротов в Литве обусловлена влиянием комплекса природных факторов. При этом морфологические дистанции между субпопуляциями определены действием ныне существующих факторов (структура почвы, климатические условия), а генофенетические – хронологией исторических изменений ландшафта (ледник Nemunas, бассейны рек, рельеф местности). В частности, показано наиболее раннее происхождение субпопуляции кротов в Puvočiai №1 (где наблюдается наибольшее разнообразие генотипов и фенотипов) и наиболее позднее – в Joniškis.

ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ

Е.П. Стекленив

Биосферный заповедник «Аскания-Нова», Украина

Успех отдаленной гибридизации животных в пределах отдельных таксономических групп (семейств, подсемейств) определяется генеалогической близостью исходных видов. На основании многочисленных морфофизиологических и генетических исследований нами установлено, что наилучшие результаты получены при внутри- и межвидовых скрещиваниях; полученное в таких сочетаниях гибридное потомство в большинстве случаев плодовито по мужской и женской линии и в производственной практике может быть использовано для создания новых форм продуктивных животных. Основным препятствием в использовании межподродовых и межродовых гибридов для выведения новых продуктивных форм является их частичное (гибриды подсемейства быковых с использованием домашней коровы, бантенга, яка, гаяла, зубра и бизона) или абсолютное бесплодие (межподродовые гибриды семейства лошадиных с использованием домашней лошади, лошади Пржевальского, осла, кулана, зебры). Во многих межродовых сочетаниях гетерогенное осеменение завершается зачатием, но гибридные зародыши и плоды дегенерируют на различных этапах эмбриогенеза (овца х коза, гривистый баран х овца и коза, лань европейская х пятнистый и благородный олень, кролик х заяц и др.). При более далеких сочетаниях (болотный буйвол х домашняя корова, антилопа канна х домашняя корова и др.) не наблюдается ни зачатия гибридных зародышей, ни даже встречи чужеродных гамет типа био – и хемотаксиса, как при естественном спаривании, так и искусственном – цервикальном и интратубальном осеменении. Одной из мало изученных общебиологических проблем в отдаленной гибридизации является проблема бесплодия отдаленных гибридов. Пониженная плодovitость мужских гибридных особей наблюдается уже при межвидовых скрещиваниях лошади Пржевальского с домашней лошадию, благородного и пятнистого оленя, что, надо полагать, обусловлено разницей в наборах хромосом исходных видов. У гибридных самцов комбинации бантенг х домашняя корова полная стабилизация сперматогенеза имеет место в III-IV; в комбинации бизон х домашняя корова – IV-V поколения. Характерным для этих комбинаций скрещиваний является более быстрая стабилизация сперматогенеза в варианте домашняя корова (>) х бантенг (+), домашняя корова (>) х бизон (+). Неодинаковая результативность гибридизационных процессов в полной мере проявляется и при межродовых скрещиваниях отдельных представителей подсемейства козлообразных. Если в комбинации овца (>) х коза (+), муфлон (>) х коза (+), гривистый баран (>) х коза (+) имеет место зачатие с развитием плодов на протяжении 1,5-3,0 месяцев, то в обратном варианте - коза (>) х овца (+); коза (>) х гривистый баран (+) оно, за редким исключением, наблюдается только при интратубальном осеменении, причем гибридные зародыши погибают на начальных стадиях эмбриогенеза. Более эффективную результативность межподродовых скрещиваний бантенга с домашней коровой и межродовых скрещиваний бизона с домашней коровой по сравнению с межродовыми скрещиваниями отдельных представителей подсемейства козлообразных, следует усматривать в наборах хромосомных комплексов, структурных различиях отдельных хромосом и, в частности, половой Y – хромосомы. Результаты отдаленных скрещиваний животных отдельных таксономических групп являются вспомогательным материалом для уточнения категории вида по принципу оплодотворяемости, эмбрионального развития зародышей и плодов, а также плодovitости гибридного потомства.

СМЕШЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ МАРАЛА И ИЗЮБРЯ НА СТЫКЕ АРЕАЛОВ

В.В.Степанова

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г.Якутск, Россия
valstep@yandex.ru

Обитающий на юге Якутии благородный олень является по морфологическим признакам переходной формой между двумя подвидами - маралом (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873) и изюбром (*C.e. xanthopygus* Milne-Edwards, 1867) (Егоров, 1965, Боескоров, 1999). Подтверждаемая многими зоологами отличительная черта маралов от изюбрей – это его более массивное телосложение, на что указывает большой обхват груди и большой живой вес.

По нашим промерам у маралов высота в холке уступает показателю высоты в крестце. В этом отношении благородный олень Якутии сходен с изюбром, у которого высота в холке выше, чем высота в крестце. По длине тела якутский благородный олень близок к маралу, чем к изюбрю. Благородный олень Якутии сравнительно имеет самый объемный обхват груди и длинную косую длину туловища. Глубина груди якутского благородного оленя уступает таковым марала, поэтому обхват груди, скорей всего, больше за счет ширины груди.

По промерам рогов, длина надглазничного отростка у якутских благородных оленей близка к изюбриному, т.е. длиннее, чем у марала. У якутского благородного оленя окружность ствола гораздо больше, чем у сравниваемых представителей благородного оленя. Длина рога меньше, чем у марала, и ближе к изюбриным параметрам. Длина среднего отростка больше, чем у обоих. Размах рогов меньше, чем у остальных сравниваемых благородных оленей. Окружность розетки больше, чем у марала и изюбря. По нашему мнению, вполне вероятно, что массивность ствола рога и размах рогов находятся в зависимости друг от друга.

В отличие от изюбря Дальнего Востока (Бромлей, Кучеренко, 1983) и Забайкалья (Павлов, 1949; Самойлов, 1973) у якутских оленей летом «зеркало» не рыжее, а белое. По сравнению с маралом (Собанский, 1970) летний окрас волосяного покрова у оленей Якутии имеет более красноватый тон. Хвост якутских оленей почти под тон «зеркала», тогда как у алтайского марала (Собанский, 1970) и у забайкальского изюбря (Самойлов, 1973) он имеет темный цвет.

Параметры черепов якутских оленей по сравнению с показателями черепов других благородных оленей показали следующее: а) длина лицевой части сопоставима с таковым марала Алтая; б) длина рыла от глазниц короче, чем у марала и изюбря; в) скуловая ширина уже, чем у марала и изюбря; г) по остальным показателям занимает промежуточное положение. Однако, различия статистически достоверны лишь в некоторых случаях.

Точная граница распространения марала и изюбря не может быть определена ввиду смешения этих двух подвидов благородного оленя на стыке ареалов, которое происходит, скорее всего, в Забайкалье. В данном случае якутский благородный олень может быть как очень крупной формой изюбря, также и более мелкой разновидностью марала. Исходя из линейных параметров тела и черепа, он стоит ближе к маралу, но по строению рогов и окраске волосяного покрова более близок к дальневосточному изюбрю. В связи с этим мы придерживаемся мнения, что благородный олень, обитающий в Якутии, одна из форм географической изменчивости с морфологическими особенностями переходными между двумя соседствующими подвидами.

EOLAGURUS LUTEUS В УРАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ: ОДОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОЦЕСС ВЫМИРАНИЯ

Т.В. Струкова

ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, Россия
strukova@ipae.uran.ru

Вопрос о развитии рода *Eolagurus* и причинах его вымирания остается открытым. Первые достоверные остатки рода известны с территории Китая, Забайкалья (Агаджанян, Ербаева, 1983), Западной Сибири (Зажигин, 1980), Южного Зауралья (Ивакина и др., 1997), юга Восточной Европы (Рековец, 1994) и датируются ранним-средним эоплейстоценом. Начиная с раннего плейстоцена, территория Западной Сибири и юга Восточной Европы становятся ареной интенсивной эволюции желтой пеструшки (Топачевский, 1987). Соотношение остатков желтых пеструшек к остаткам *Lagurus* составляет 1:1,5 (Рековец, 1994). К концу среднего плейстоцена низовья Дона, Днепра, Волги и Урала становятся зоной подавляющего доминирования желтых пеструшек среди лагурид. Отношение между *Eolagurus* и *Lagurus* в различных тафоценозах составляло в среднем 10:1 и сокращалось в северном направлении (Топачевский, 1987). Ареал *Eolagurus* включал Румынии, Молдавию, Закарпатье, Западную Украину, Среднее и Южное Зауралье, Прибайкалье. В голоцене происходит сокращение ареала: в конце позднего плейстоцена – начале голоцена род вымер в западной части ареала (Рековец, 1994), в Волго-Уральском междуречье – в течение голоцена (Дмитриев, 2001).

В Предуралье желтая пеструшка в позднем плейстоцене была доминирующим и обычным видом, в раннем голоцене – редким, в среднем голоцене – очень редким, ее остатки встречались и в позднем голоцене (Яковлев, 2003). В фаунах Южного Урала (Смирнов, 1990) и южной части Среднего Урала (Смирнов, 1993, Струкова, 2000) в позднем плейстоцене желтая пеструшка была обычным видом (доля ее остатков не превышала 3%), в голоценовых фаунах она отсутствует. В Южном Зауралье (Малеева, 1982; Кузьмина, 2006) в позднем плейстоцене желтая пеструшка была содоминантом (доля ее остатков составляла в среднем 20-22%). В течение голоцена ее ареал и доля сокращается: в бореале – 3,29%, суббореале – 0,53%, субатлантике – 0,61%. Из состава сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья желтая пеструшка исчезает в субатлантике (Кузьмина, 2006).

Изучены размерные и морфотипические характеристики M_1 желтой пеструшки из позднеплейстоценовых и голоценовых местонахождений Южного Зауралья. Все экземпляры по размерам и форме жевательной поверхности попадают в пределы изменчивости номинативного вида (Александрова, 1976; Зажигин, 1980; Тропин, 1983; Агаджанян, Маркова, 1984; Рековец, 1994). Анализ размерных характеристик M_1 желтой пеструшки показал, что от позднего плейстоцена к современности происходит уменьшение общей длины жевательной поверхности и увеличение толщины эмали на передних стенках треугольников. Аналогичные тенденции изменения размерных характеристик установлены в Восточной Европе (Рековец, 1994). По ширине слияния петель жевательной поверхности, степени разобщения треугольников и индексу параконидного отдела позднеплейстоценовые *E. luteus* Южного Зауралья достоверно не отличаются от современных. Анализ морфотипической изменчивости M_1 показал, что в позднеплейстоценовой популяции *E. luteus* представлены морфотипы (даны по: Рековец, 1985) всех основных вариаций, причем доля морфотипов А и Б составляет 38 и 46% соответственно. В голоценовых популяциях доля морфотипа А увеличивается от 50-70 %. Максимальное значение этого морфотипа характерно для популяции из Зайсанской котловины (88%). Таким образом, эволюция рода *Eolagurus* пошла по пути сохранения архаичных морфотипов.

Работа поддержана ФЦП (госконтр. №02.740.11.0279).

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА ТРЕХ ХРОСОСОННЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS* (MAMMALIA) В ЗОНЕ КОНТАКТА АРЕАЛОВ

В.Б. Сычева

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

11.02@mail.ru

Обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* L., - удобная модель для изучения зон контакта и гибридизации хромосомных форм, оценки величины потока генов в зонах контакта и эволюционных последствий гибридизации. Новые возможности открывают исследования в зонах контакта трех хромосомных рас, позволяющие сравнить особенности совместного обитания трех пар хромосомных рас в условиях синтопии (в идентичных местообитаниях). Морфометрические особенности хромосомных рас в области контакта ареалов могут служить косвенным показателем величины потока генов через гибридную зону.

Области контакта ареалов трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки редки. Зона контакта и гибридизации хромосомных рас Москва, Западная Двина и Селигер, была обнаружена на Валдайской возвышенности в Андреапольском районе Тверской области (Орлов и др., 2007). В этой зоне исследованы выборки черепов трех хромосомных рас и выборка расы Москва из окрестностей Москвы (по 20 экз. в каждой). Анализировались морфометрические особенности челюстного аппарата, с использованием 20 промеров нижней челюсти и 3 промеров, характеризующих габаритный объем мозговой капсулы (произведение высоты, ширины и длины), коррелирующий с массой височного мускула (Никольский, 1983). Челюстной аппарат выбран потому, что известны его функциональные особенности у землероек (Никольский, 1983, 1990), известно также, что морфометрические показатели нижней челюсти наиболее консервативны у бурозубок (Polly, 2007).

Кондило-базальная длина черепа и длина нижней челюсти не отличаются достоверно у всех трех рас. Раса Селигер отличается от рас Москва и Западная Двина узкой восходящей ветвью нижней челюсти. Раса Западная Двина отличается от рас Москва и Селигер высокой восходящей ветвью нижней челюсти, высокими сочленовным и венечным отростками и большей длиной ряда коренных зубов. Соответственно, раса Москва отличается от расы Селигер широкой восходящей ветвью нижней челюсти, а от расы Западная Двина – более низкими сочленовным и венечным отростками. Различия средних показателей достоверны с вероятностью 0,9.

Различия в размерах и пропорциях нижней челюсти могут изменять длину плеч сил сокращения аддукторов. Так, удлинение венечного отростка нижней челюсти и смещения вниз челюстного сустава способно увеличить силу сжатия челюстей височным мускулом (Никольский, 1983, 1990).

Показано, что высота мозговой капсулы и ее габаритный объем не отличаются у всех трех рас, вероятно, не отличается и масса височного мускула. При этом, раса Москва характеризуется более узкой мозговой капсулой.

Зона контакта трех исследованных хромосомных форм возникла в послеледниковье, более 10 тыс. лет назад (Орлов и др., 2007). Отмеченные различия челюстного аппарата трех хромосомных рас в зоне контакта их ареалов свидетельствуют о том, что даже за такой огромный промежуток времени поток генов не привел к полной нивелировке морфометрических особенностей рас. Тем не менее, можно отметить некоторое влияние гибридной зоны и сближение морфометрических особенностей рас Москва и Селигер, т. к. выборка хромосомной расы Москва, взятая в 300 км восточнее зоны контакта, отличается от расы Москва в зоне контакта с расой Селигер. Ранее также отмечалось сближение молекулярных особенностей рас Москва и Селигер в зоне контакта ареалов (Банникова и др., 2008).

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ НА ПРИМЕРЕ СУРКОВ (MARMOTA) ГРУППЫ «BOBAK»

Д.Е. Тараненко

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия
schturn@ngs.ru

Анализируя общее распространение видов группы «bobak» (*Marmota*) можно заключить, что ландшафты, в которых они обитают, охватывают довольно широкий диапазон от равнинных зональных степей до альпийских лугов и горной тундры (Зими́на, 1978). На этом основании группу «bobak» можно считать своеобразной моделью ландшафтного распределения всех сурков Палеарктики, из чего может сложиться ошибочное мнение о значительной экологической пластичности и викариате исследуемых видов. Опираясь на данное обстоятельство, мы поставили перед собой цель – определить степень ландшафтной приуроченности сурков группы «bobak» и, как следствие, роль данного фактора в формировании эколого-географической изоляции исследуемых видов.

Для достижения поставленной цели проанализированы ареалы, ландшафтно-биотопическое распределение, численность и плотность четырёх видов сурков: лесостепного (*Marmota kastschenko*i Stroganov et Yudin, 1956), серого, или алтайского (*M. baibacina* Kastschenko, 1899), степного, или байбака (*M. bobak* Muller, 1776), монгольского, или тарбагана (*M. sibirica* Radde, 1862), входящих в исследуемую группу. Оригинальный материал получен в результате полевых наблюдений с 1997 по 2008 гг. в предгорьях Салаирского кряжа, на Алтае (включая Калбинский хребет), хребте Тарбагатай, Джунгарском Алатау и Казахском мелкосопочнике. Данные по двум последним видам взяты из литературы.

В результате между всеми четырьмя видами отмечена чёткая дифференциация по ландшафтными предпочтениям. Для *M. bobak* характерна зональная степь, для *M. kastschenko*i – зональная лесостепь, для *M. baibacina* – влажная высокогорная луговая степь, для *M. sibirica* – сухая среднегорная и высокогорная степь. Таким образом, ландшафтную приуроченность, как экологическую характеристику, следует считать объективным таксономическим признаком для всех сурков группы «bobak» и фактором, определяющим их эколого-географическую изоляцию.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДВУХ ВИДОВ СУРКОВ (MARMOTA) ИЗ ПРЕДПОЛАГАЕМОЙ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ В КАЗАХСКОМ МЕЛКОСОПОЧНИКЕ

Предварительное сообщение

Тараненко Д.Е.¹, Поляков А.В.²

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН,

²Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия

schturm@ngs.ru, polyakov@bionet.nsc.ru

Проблема систематического статуса представителей рода сурков (*Marmota*), относящихся к группе «bobak», инициировала обсуждение возможности межвидовой гибридизации серого (*Marmota baibacina* Kastschenko, 1899) и степного (*M. bobak* Muller, 1776) сурков в зоне перекрывания их ареалов (Галкина, 1962; Громов 1965; Капитонов, 1966). Долгое время этот вопрос остается не решенным из-за недостаточности исследованного материала и относительно высокой вариабельности отдельных морфологических признаков, используемых в анализе. Развитие современных методов исследования, таких как геометрическая морфометрия и молекулярно-генетический анализ позволяет использовать дополнительные возможности для развития данной темы.

Ареалы серого и степного сурков формируют узкую зону контакта на территории Казахского мелкосопочника (Карагандинская область, Казахстан). Именно из района этой зоны был произведен сбор представителей двух видов сурков. Сбор проводился из трансекта в направлении с востока на запад, начиная с западной границы ареала серого сурка, затем в зоне стыка ареалов серого и степного и, затем, в пределах восточной границы ареала степного сурка.

Результаты анализа габитуальных параметров и мест обитания позволяют однозначно идентифицировать видовую принадлежность особей из крайних точек трансекта. Выявление наличия взаимодействия представителей контактирующих популяций двух видов сурка и потока генов между ними проводится в настоящее время с помощью краниометрического анализа полученного материала методом геометрической морфометрии с привлечением выборок из удалённых географических популяций. Изучение характера распространения в исследуемом трансекте молекулярно-генетических маркеров позволит уточнить филогенетические взаимосвязи представителей контактирующих популяций и сделать заключение о возможности межвидовой гибридизации.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (на примере р. *Spermophilus*)

С.В. Титов¹, А.А. Шмыров², Ан.А. Кузьмин³, Ал.А. Кузьмин¹, С.С. Бакаева¹

¹Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского, Пенза

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

³Пензенская государственная технологическая академия, Пенза

svtitov@yandex.ru

Многолетние популяционные исследования (1998-2009 гг.) модельных гибридных зон (*S.major-S.fulvus*, *S.major-S.suslicus*) сусликов позволили выявить экологические и популяционно-генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих. Результаты исследований позволили сделать следующие выводы:

1) Одни и те же популяционные факторы (пространственная, социальная и демографическая структура поселений, иммиграционная активность) могут выступать как изолирующими, так и способствующими гибридизации. Решающее значение для инициации межвидовой гибридизации имеет состояние популяции смешанного поселения.

2) Свойства биотопа, гомогенные по отношению к экологической требовательности видов, способствуют образованию контактных поселений, определяя кратковременность их существования на стадии изолированного обитания видов, и приводят, как правило, к широкой гибридизации. Гетерогенный по отношению к требовательности видов биотоп способствует изолированному обитанию видов и определяет долговременное существование смешанных поселений без гибридизации.

3) При оптимальных популяционных условиях в контактных поселениях между видами разворачивается конкуренция за пространство, приводящая к формированию каждым из них специфической пространственной структуры. В пессимальных популяционных условиях отмечается дефектность пространственной структуры популяций контактирующих видов. Контакты между особями хаотичны, а в условиях половой депривации возрастает вероятность контактов неконспецификов.

4) В условиях плотных смешанных поселений проявляются исключительно специфические репродуктивных отношений и устойчивая репродуктивная изоляция. В контактных поселениях с нарушенной пространственной структурой и депрессией численности отмечается факультативная репродуктивная стратегия - промискуитет, не исключающий половые контакты неконспецификов.

5) Генетическая структура гибридных поселений отражает историю их образования и зависит от: а) внутренних демографических процессов, б) масштаба и периодичности миграционной активности, в) ассортативности скрещивания. Процесс формирования устойчивой генетической структуры (поддерживается автономными механизмами) гибридного поселения заканчивается на 4-5 год, а действие барьерных факторов ослабевает (выравнивание значений ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности).

6) Гибридные зоны млекопитающих, характеризующихся дискретным распределением в пределах ареала, является бимодальными, сформированными по экологическому типу.

7) Судьба гибридогенных поселений зависит от времени сохранения установившейся в них популяционной ситуации. При продолжающейся депрессии такие поселения исчезают, при усилении миграционной активности одного из симпатрических видов перерождаются в видовые поселения со следами интрогрессии. Эволюционный потенциал гибридных популяций связан с особями с мозаичным характером наследования признаков родительских видов, возникающих в результате возвратных скрещиваний.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№10-04-00369) и в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 гг. (госконтракт №П911).

МЕТОДОЛОГИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С.В. Титов¹, А.А. Шмыров², Ан.А. Кузьмин³, Ал.А. Кузьмин¹, С.С. Бакаева¹

Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского, Пенза

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

²Пензенская государственная технологическая академия, Пенза

svtitov@yandex.ru

В ходе многолетнего исследования (1998-2009 гг.) двух гибридных зон (*S. major* и *S. fulvus*, *S. major* и *S. suslicus*) была разработана новая технология изучения гибридных популяций млекопитающих, основанная на двух методологических подходах:

1. Биографический подход (Овсянников, 1986) – проведение исследований смешанных и гибридных поселений, основанных на прижизненных и неинвазивных методах многолетнего мониторинга всего населения (диагностика происхождения, генетическая и морфологическая паспортизация, установления демографического и социального статуса каждой особи), позволяющих отслеживать историю возникновения и динамику смешанных популяций в пространстве и времени.

2. Комплексный подход – в исследования процесса межвидовой гибридизации мы придерживались методологии, предложенной Пановым (1986) и модифицированной с учетом современного уровня развития методов исследований и спецификой самого объекта исследований. В рамках этого подхода при изучении отдельных случаев гибридизации предполагаются: (1) установление поведенческих механизмов гибридизации; (2) выявление популяционных и экологических факторов, способствующих гибридизации; (3) установление генетических основ и механизмов гибридизации; (4) оценку последствий гибридизации (характера наследования гибридами признаков родительских видов, возможностей новых формообразований, судьбы гибридных популяций и их эволюционного потенциала).

Исследования конкретных случаев гибридизации, на наш взгляд, для получения сопоставимой информации должны включать три основных методических блока.

Описание и классификация ситуации межвидовой гибридизации. Существуют различные системы классификации, конкретная из них выбирается с учетом специфики объекта изучения. С привлечением молекулярно-генетических данных нами была использована классификация Шорта с изменениями (Short, 1969; Панов, 1989): 1) случайная (спорадическая) симпатрическая гибридизация (до 10% гибридов); 2) зона перекрывания ареалов с гибридизацией (10-95%); 3) гибридная зона (95-100%); 4) скопление гибридов (Панов, 1986). Кроме пространственного (географического) контакта гибридизирующих популяций в этом блоке исследовались и биотопические особенности гибридных поселений и их пространственная изоляция.

Популяционные исследования. В их основу были положены многолетние прижизненные исследования всего населения (каждой особи) гибридных популяций с использованием комплекса традиционных диагностических методик (морфологических и биоакустических) и молекулярно-генетического анализа (маркеры митохондриальной, ядерной и микросателлитной ДНК).

Изучение эволюционной судьбы гибридных популяций и гибридных зон. Исследования гибридных зон мы начинали с изучения их размеров и границ, насыщенности поселениями различных категорий (совместные, смешанные, гибридные). Далее в ходе многолетних исследований по паспортизации особей в модельных поселениях по набору молекулярно-генетических маркеров проводили дифференциацию гибридного населения с целью выявления в гибридной популяции новообразований, как свидетельства возможной роли гибридизации эволюции млекопитающих.

Работа выполнена в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 годы (госконтракты № П1170).

ВЛИЯНИЕ ТИПА РАССЕЛЕНИЯ НА ПОТОК ГЕНОВ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Ф.А. Тумасьян, А.А. Распопова, Н.А. Щипанов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
philtum@gmail.com*

Обыкновенная бурозубка – вид уникальный по многообразию хорошо различимых кариотипически маркированных форм – хромосомных рас. Предполагается, что образование гибридной зоны определяется теми же механизмами, что и разобщение популяций (Shchipanov, 2007). На модели гибридной зоны Москва-Селигер (Щипанов и др, 2008) показано, что смена типа расселения, даже без дополнительных физических преград, способна привести к разделению вида на группировки с ограниченным обменом особями и поддерживающие численность независимо (независимые популяции в терминологии Беклемишева, 1960). В настоящем исследовании предпринята проверка предположения о том, что смена типа расселения способна привести и к различиям в генных частотах. Используются данные мониторинга в Старицком р-не Тверской области с 1997 по 2009 г. Показано отсутствие корреляции между популяционной численностью на участках, разнесенных на 4 км в схожих местообитаниях ($R_s=0,12$; $p=0,719$). При этом в пределах одного участка (на расстоянии до 2 км) численность в различных местообитаниях изменялась синхронно ($R_s > 0,84$; $p < 0,001$). Это позволило предположить, что население рассматриваемых участков соответствует критерию Беклемишева для «независимых» популяций. Распределение минимальных дистанций между центрами активности оседлых особей по отношению к средней минимальной дистанции рассматривали как критерий преобладания одного из типов расселения. Выявили, что в пределах территорий с синхронной динамикой в целом за рассмотренный период распределение больше соответствует спиральному поиску (Waser, 1985), а на «пограничной» территории - случайному поиску (Murtagh, 1967). Преобладающий тип распределения на популяционном пространстве может изменяться по годам, что позволило выявить различия динамики. Предполагали, что расселение по типу спирального поиска связано с большей социальной стимуляцией. Это предположение проверили в эксперименте, предоставляя зверьку выбор между ходами со следом и без следов конспецифика. В годы, когда распределение больше соответствовало спиральному поиску, зверьки достоверно предпочитали след конспецифика (82%), в другие годы, выбор направления – случайный (выбор следа – 55%). Различия достоверны: $\chi^2=8,46$; $p < 0,004$. Различия в генных частотах оценивали по совпадению выборок фрагмента D-петли мтДНК с трех участков (лес 1, лес 2, луг). Оценивали выборку, состоящую из средних для каждой особи генетических дистанций (одна средняя дистанция для одной особи). При сравнении однофакторным дисперсионным анализом обнаружено достоверное различие ($F=9,97$; $p < 0,001$). При этом критерий Тьюки для неравных n показал, что выборки, взятые в лесу 1 ($n=12$) и на лугу ($n=8$), на участке с синхронной динамикой, не различаются (ДЗР=0,998), а в местах с несинхронной динамикой различны достоверно: в лесах (ДЗР=0,009); между лесом 2 ($n=12$) и лугом (ДЗР=0,001). Поскольку дисперсионный анализ позволяет говорить о том, что наблюдаемые выборки принадлежат разным совокупностям данных, мы считаем, что они свидетельствуют также и о независимости генных частот. Работа поддержана грантами РФФИ 08-04-00553, ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009-2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282), Грант Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-1155.2009.4).

ПРЕКОПУЛЯЦИОННЫЕ ХЕМОКОММУНИКАТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ИЗОЛЯЦИИ У ХОМЯЧКОВ РОДА *PHODOPUS*

Н.Ю. Феоктистова, С.В. Гуреев, А.В. Гуреева

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им.

А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Ленинский проспект, 33

E-mail: feoktistova@sevin.ru

Проблема вида и видообразования одна из ключевых в современной синтетической теории эволюции (Turelli et al., 2001; Вид и видообразование анализ новых взглядов и концепций, 2009). Наиболее важным критерием сформированности вида является репродуктивная изоляция. У мышевидных грызунов ключевую роль в передаче информации между особями играют запаховые сигналы, роль которых в обеспечении прекопуляционной изоляции близкородственных видов гораздо менее изучена, чем роль акустических и визуальных сигналов. Для понимания эволюционных процессов, связанных с формированием механизмов репродуктивной изоляции между видами, необходим анализ их функционирования у видов и форм, находящихся на разных стадиях дивергенции.

В настоящей работе оценивали степень сформированности прекопуляционных хемокоммуникативных изолирующих механизмов у самцов трех видов рода *Phodopus*, находящихся на разных этапах дивергенции: между хорошими аллопатрическими видами – хомячком Роборовского и джунгарским; хорошими частично симпатрическими видами – хомячком Роборовского и Кэмпбелла и сестринскими аллопатрическими видами – хомячком Кэмпбелла и джунгарским. Исследовали особенности поведенческого и гормонального ответов самцов всех трех видов на запах мочи эстральных самок своего и двух других видов рода.

Показано сходство поведенческих ответов самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского на запах мочи эстральных самок своего и аллопатрического вида, выражающееся в достоверном увеличении ($P < 0.05$) общей маркировочной и исследовательской активности. Самцы хомячка Роборовского демонстрируют достоверное увеличение ($P < 0.05$) общей маркировочной активности только на запах мочи эстральных самок своего вида, но не двух других видов рода. Продемонстрировано достоверное ($P < 0.05$) повышение уровня тестостерона в плазме крови у самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского в ответ на экспозицию запаха эстральных самок, как своего, так и аллопатрического вида. Самцы хомячка Роборовского, хотя и демонстрируют повышение уровня тестостерона в ответ на экспозицию запаха мочи эстральных самок всех трех видов рода, но на свой вид этот ответ достоверно выше ($P < 0.05$).

Полученные результаты свидетельствуют о несформированности у аллопатрических видов, хомячка Кэмпбелла и джунгарского, механизмов прекопуляционной хемокоммуникативной изоляции, хотя механизмы посткопуляционной изоляции у них уже в значительной степени сформированы. У хомячка Роборовского хемокоммуникативные механизмы прекопуляционной изоляции с двумя другими видами рода в значительной степени сформированы, хотя ответ на хемокоммуникативные сигналы эстральных самок любого из трех видов сохраняется.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ СЕРЫХ ПОЛЕВОК ВОСТОКА РОССИИ С ПОЗИЦИЙ БИОХИМИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ

Л.В. Фрисман^{1,2}, И.В. Каргавцева², И.Н. Шереметьева², К.В. Коробицына²,
М.В. Павленко², В.П. Кораблев²

¹ Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан,

² Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия
frismanl@yahoo.com

Исследование белкового полиморфизма является базой и ориентиром на пути понимания процесса видообразования и решения задач систематики новыми генетическими методами. Способствуют этому возможность рассмотрения достаточно большого числа независимых признаков (аллозимных систем), их относительно высокая полиморфность и кодоминантная природа наследования. Наиболее интересно привлечение аллозимных характеристик к исследованию таксономических групп со слабой морфологической изменчивостью.

Проведен электрофоретический анализ 11 ферментов почек и 3 белков крови у кариологически типированных экземпляров 10 видов серых полевок рода *Microtus* с территории Забайкалья и Дальнего Востока России. Рассматривались следующие виды *M. oeconomus* (25 экз. из 3-х локалитетов), *M. hyperboreus* (3 экз.), *M. gromovi* (7 экз.), *M. fortis* (33 экз. из 8 лок.), *M. maximowiczii* (103 экз. из 7 лок.), *M. evoronensis* (5 экз.), *M. tuijanensis* (14 экз.), *M. mongolicus* (3 экз.), *M. gregalis* (12 экз. из 2-х лок.) и *M. sachalinensis* (10 экз.). Проводился анализ следующих систем: лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа, изоцитратдегидрогеназа, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, сорбитолдегидрогеназа, α -глицерофосфатдегидрогеназа, супероксиддисмутаза, малик энзим, аспаргатаминотрансфераза, фосфоглюкомутаза, гемоглобин, альбумин и трансферрин. Анализ материала позволил рассмотреть 21 интерпретационный локус. Ldh-peg, Mor-1, Mor-2, Idh -2, Aat-2, Sod-2 оказались мономорфными и идентичными. Остальные локусы изменчивы на внутривидовом, межвидовом либо на межвидовом уровнях. Наиболее часто маркерами межвидовых различий оказывались высокополиморфные, быстро эволюционирующие белки крови – гемоглобин и трансферрин. Определены генетические параметры (частоты аллелей и генетические дистанции) рассматриваемых выборов, на основе которых построена UPGMA дендрограмма.

Обнаруженные относительно невысокие значения межвидовых генетических дистанций (по D Nei, 1978) в рассматриваемой части рода *Microtus*, по сравнению с аналогичными показателями у ранее исследованных нами *Myodes* и *Spermophilus*, при сопоставимом числе рассматриваемых локусов, являются косвенным свидетельством молодости рода *Microtus*.

Среди рассматриваемых 10 видов обнаружены две группы, в каждой из которых межвидовые аллозимные различия соответствуют популяционному, а не видовому уровню. Первая группа представлена хромосомнополиморфными *M. maximowiczii*, *M. evoronensis*, *M. tuijanensis*. При этом пространственно удаленные популяции полевок максимовича дифференцированы между собой значительно больше, чем муйская и эворонская полевок. Во вторую группу аллозимно близких видов объединяются *M. gromovi* ($2n=44$, NF = 60) и *M. hyperboreus* ($2n=50$, NFa=56-58).

Поскольку аллозимная дифференциация формируется в результате длительного периода накопления различий, полученные данные позволяют предположить весомую значимость хромосомного типа видообразования в эволюции данной таксономической группы.

ФРАГМЕНТАЦИЯ АРЕАЛОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

Л.А. Хляп

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
khlyap@mail.ru*

Ареалы всех современных видов млекопитающих в той или иной степени фрагментированы с различной степенью изоляции между составляющими частями. Наибольшая изоляция прослеживается между разрозненными частями ареала, отображаемыми на мелкомасштабных картах. Просмотр таких ареалов млекопитающих России (<http://www.sevin.ru/vertebrates/>) показал, что у 53% видов ареал состоит из нескольких пятен (в ср. 6, до 39). Пространство между ними звери самостоятельно преодолеть не могут. (Цифры по 223 видам: исключены китообразные, тюлени и др. морские звери; виды, мировой ареал которых изучен плохо, а также межконтинентальные и островные изоляты). Основные причины макроизоляции: 1. История развития Земли, приведшая к разрывам некогда большого ареала из-за: а) исчезновения исконного ландшафта (тундростепей - узкочерепная полевка, сурок камчатский); б) разобщения местообитаний, благоприятных для животного: северная пищуха, снежный баран, сони. 2. Воздействие человека: а) глубокий спад численности, обычно в результате перепромысла: сайгак, соболь; б) фрагментация исконных местообитаний животных: многие лесные виды, встречающиеся еще и в сохранившихся островах лесов – рыжая полевка, медведь; степные виды - байбак; в) преднамеренная или случайная интродукция за пределы первичного ареала: выхухоль, белка, крысы, енотовидная собака. Иногда небольшие фрагменты образуются на периферии ареала из-за самостоятельно расселения животных: рыжая полевка на Енисее. Фрагменты могут быть различной величины, чаще основная часть ареала представлена 1-2 фрагментами, а остальные пятна мелкие, вплоть до отдельных изолированных точек находок. Изоляция и фрагментация усиливаются при совмещении факторов, например, 1б и 2а. Высокий уровень фрагментации характерен для горных и преднамеренно интродуцированных видов (ареал архара состоит из 13 крупных пятен и 18 мелких, ондатры в Евразии – из 3 крупных и 36 средних и мелких).

Изучение размещения животных внутри ареала также выявляет пространственную разобщенность. Препяды между некоторыми фрагментами звери практически не преодолевают. Это могут быть крупные водные артерии, элементы рельефа (чинки, хребты), нетипичные местообитания. ГИС «Грызуны и пищухи России и сопредельных территорий», подготовленная нами совместно с Н.В. Тупиковой и А.А. Варшавским (Тупикова и др., 1998), позволяет разделить ареал на участки почти сплошного обитания вида (в основных биотопах) и фрагментированного (во второстепенных биотопах). На территории России 8 видов грызунов и пищух (6 из них – горные) живут только во второстепенных биотопах. В результате распашки ряд грызунов, широко распространенных в степях, вынуждены обитать преимущественно во второстепенных биотопах (крапчатый суслик только в них). Из-за разобщенности отдельных фрагментов свойственные виду механизмы поддержания его целостности порой не могут быть реализованы.

Тип фрагментации ареала может иметь региональные различия. Домовая мышь в степях и на полях юга европейской части России живет в основных местообитаниях, а на севере кружево ее ареала представлено отдельными населенными пунктами. В последние десятилетия фрагментация ареалов многих млекопитающих (особенно мелких) усиливается ширящейся сетью автомагистралей. Историческая динамика кружева ареала ведет к несовпадению современной пространственной и генетической структуры вида.

Поддержано Программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и РФФИ (08-04-01224-а).

СОПРОВОЖДАЕТСЯ ЛИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ СТАНОВЛЕНИЕМ РЕПРОДУКТИВНЫХ БАРЬЕРОВ? АНАЛИЗ «ЗАПАДНОЙ» И «ВОСТОЧНОЙ» ПОПУЛЯЦИЙ ХОМЯЧКА КЭМПБЕЛЛА (*PHODOPUS CAMPBELLI*)

А.М. Хрушова, Н.Ю. Васильева

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
cricetulus@yandex.ru*

Всегда ли экологическое видообразование сопровождается параллельным становлением репродуктивной изоляции? До настоящего времени остается не ясным насколько сопряженными во времени являются появление выраженных генетических и морфологических различий, и репродуктивных барьеров. Ответ на этот вопрос может дать анализ соответствующих параметров у представителей разных географических популяций видов с достаточно широкими ареалами. Удобной моделью, удовлетворяющей данным условиям, может служить хомячок Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), западная (Чуйская степь, ЧС) и восточная (Северо-запад МНР, МНР) популяции которого отличаются не только генетически, но и по целому ряду морфофизиологических показателей (массе и длине тела, окраске покровов, размеру выводка, скорости полового созревания, уровню обмена, физиологической реакции на экспозицию короткого светового дня). Настоящее исследование было проведено с целью выяснения вопроса о том, сопровождалась ли дивергенция популяций хомячка Кэмпбелла формированием пре- и постзиготической репродуктивной изоляции. В задачи работы входили: а) выявление возможных «популяционных/линейных» предпочтений при выборе полового партнера и б) гибридологический анализ. В работе использованы хомячки лабораторных линий, особи-основатели которых были пойманы в ЧС и МНР, и в течение четырнадцати лет поддерживаемых в условиях лаборатории. Следует отметить, что лабораторные линии сохранили морфофизиологические черты, характеризующие соответствующие природные популяции. Для выяснения возможных «половых предпочтений» использовали традиционные методы, основанные на предъявлении пары ольфакторных стимулов (моча и подстилка), отличающихся по признаку «свой/чужой» (ЧС vs МНР). Особи обеих линий не демонстрировали асимметрии поведенческого ответа на стимулы. Результаты реципрокного и возвратного скрещиваний не выявили ни одного из возможных индикаторов, могущих свидетельствовать о репродуктивной изоляции между ЧС и МНР линиями. Так, интервал с момента формирования пар до появления первого выводка не отличался от этого показателя родительских форм, гибридное потомство обоих полов было плодовито; при этом размер гибридных выводков, масса тела гибридов имели промежуточные значения. Таким образом, результаты исследования показали, что, несмотря на яркие морфофизиологические и генетические различия между анализируемыми линиями (с определенными оговорками, характеризующими природные популяции), репродуктивные, в частности, поведенческие барьеры между ними не сформированы. Эти данные расширяют представления о становлении презиготической репродуктивной изоляции при экологическом видообразовании, ставя под сомнение его неизбежность как следствия приспособления к конкретным условиям среды (Марков, 2005). Однако следует оговориться, что этот вывод основан на экспериментальных данных, полученных с применением метода, хотя традиционно и используемого в экспериментах такого рода, но имеющего очевидные ограничения. Мы не исключаем, что применение, например, комплексных стимулов, сочетающих в себе не только обонятельные характеристики особей, но и сигналы других модальностей, позволит выявить признаки этологической изоляции исследуемых форм.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ И ФИЛОГЕНИЯ СУСЛИКОВ ПОДРОДА *COLOBOTIS* (*SPERMOPHYLUS*, *RODENTIA*)

М.В. Цвирка¹, В.П. Кораблев¹Л.В. Фрисман^{1,2}

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

²Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, tsvirkamv@yandex.ru

Несмотря на устойчивый интерес исследователей к палеарктическим сусликам *Spermophilus* и пристальное внимание к их морфологической дифференциации, представления о числе и границах систематических единиц остаются противоречивыми. Эволюционно молодая группа *Colobotis*, сформировавшаяся на рубеже плиоцена и антропогена (Громов и др., 1965), включает как дифференцированные, так и находящиеся на стадии становления виды (Vorontsov et al., 1980). Различными авторами было выделено от 2 до 5 видов.

Ранее генетическая изменчивость сусликов *Colobotis* изучалась нами с помощью цитогенетических, аллозимных и молекулярно-генетических (RAPD) методов (Кораблев и др., 2003, Цвирка и др., 2006). Генетические различия подтвердили правомочность наиболее дробного подразделения, а именно, выделение в качестве единиц современного биоразнообразия самостоятельных таксонов *Spermophilus major*, *S. erythrogegensys*, *S. brevicauda* и *S. pallidicauda*. Для внесения ясности в таксономию данной группы возникла необходимость привлечения иных молекулярно-генетических дискриминирующих характеристик.

В сообщении представлены результаты исследования генетического разнообразия и филогенетических отношений сусликов (*S. fulvus*, *S. major*, *S. erythrogegensys*, *S. brevicauda* и *S. pallidicauda*), полученных на основе секвенирования нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК. Показано, что суслики *Colobotis* являются монофилетической группой, внутри которой выделяются четыре филогенетические линии: *S. fulvus*, *S. erythrogegensys*-*S. brevicauda*, *S. pallidicauda* и *S. major*. Положение *S. major* в разных филогенетических реконструкциях варьирует. В составе кластера *S. brevicauda* выделяются подкластеры морфологически чистых и гибридных (с *S. major*) особей. В составе кластера *S. pallidicauda* морфологически чистые и гибридные (*S. pallidicauda* x *S. alaschanicus*) особи также образуют собственные подкластеры.

Между всеми исследованными видами (*S. fulvus*, *S. major*, *S. erythrogegensys*, *S. brevicauda* и *S. pallidicauda*) выявлены высокие различия по гену цитохрома b мтДНК. Виды *S. erythrogegensys* и *S. brevicauda* наиболее близки друг к другу в этой группе, что не совпадает с картиной, обнаруженной по характеристикам ядерного генома. Согласно аллозимным данным наиболее близкими между собой оказываются *S. brevicauda* и *S. pallidicauda*. Значительное отличается *S. fulvus* от остальных исследованных видов определяется как по характеристикам митохондриального так и ядерного геномов. Новые данные об эволюционных взаимоотношениях сусликов подрода *Colobotis* не противоречат традиционным представлениям, основанным на морфологических, кариологических и биохимических данных, о древности и обособленности *S. fulvus* и продолжающемся формообразовании в этой группе. Дифференциация между геномами по морфологическим и генетическим характеристикам произошла, но процесс формирования репродуктивной изоляции незакончен.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ГИБРИДНОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ БЛИЗКИХ ВИДОВ *PHODOPUS SUNGORUS* И *PH. CAMPBELLI* (*CRICETINAE, RODENTIA*)

Е.В. Черепанова, Л.Д. Сафронова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
e-cherepan@mail.ru

Одним из репродуктивных барьеров при межвидовых скрещиваниях является стерильность гибридов F1, а также бэккроссов. Электронно-микроскопический анализ синаптомных комплексов (СК) хромосом на ранних стадиях мейоза I (зиготены – пахитены) позволяет идентифицировать структурные различия хромосом между скрещиваемыми формами, а также генные факторы, влияющие на мейоз и, следовательно, на фертильность гибридов (Hale et al., 1991). Нами проведен световой и электронно-микроскопический анализ мейоза у хомячков *Ph. sungorus* (2n=28, NFa=52), *Ph. campbelli* (2n=28, NFa=50), гибридов F1 от скрещивания (F1D) и vice versa (F1R), а также стерильных и фертильных бэккроссов. При электронно-микроскопическом анализе сперматоцитов на стадии пахитены у обоих родительских видов выявлены 12 СК, соответствующих аутосомным бивалентам, и половой бивалент. На стадии средней пахитены боковые элементы СК аутосом полностью синаптируют, участок синапсиса половых хромосом занимает почти всю длину хромосомы Y. По данным световой микроскопии, на стадии диакинеза-метафазы I половые хромосомы ассоциируют конец-в-конец.

У всех стерильных гибридов процесс мейоза был нарушен, и гибриды от разных вариантов скрещиваний различались по степени нарушений мейоза. Так, у большинства гибридов F1R и отдельных бэккроссов сперматоциты на стадиях, следующих после пахитены, полностью отсутствовали. У всех гибридов F1D, некоторых F1R, а также у большинства стерильных бэккроссов присутствовали клетки на всех стадиях мейоза I и мейоза II. При электронно-микроскопическом анализе было обнаружено, что нарушения синапсиса касаются, главным образом, половых хромосом. Асинапсис и диссоциация X и Y осей у гибридов F1 наблюдались в 48% клеток, а у стерильных бэккроссов – в 19% клеток. У фертильных бэккроссов оси половых хромосом синаптировали нормально во всех изученных клетках. Нарушения синапсиса аутосом наблюдались в 5% клеток у стерильных гибридов. По данным световой микроскопии, половые хромосомы диссоциировали в 85% клеток на стадии диакинеза-метафазы I у всех стерильных гибридов. Диссоциация X и Y хромосом изредка выявлялась также у фертильных бэккроссов (у 3 особей в 20% клеток). Унивалентов аутосом на стадии диакинеза-метафазы I не было обнаружено.

При анализе G-окрашенных митотических хромосом оказалось, что стерильные бэккроссы наследуют X и Y хромосомы от разных видов (хромосома X – субметацентрик у *Ph. sungorus* и метацентрик у *Ph. campbelli*; акроцентрическая Y хромосома по длине больше у *Ph. campbelli*), а фертильные наследуют X и Y хромосомы от одного вида (Козловский и др., 2007). Что касается аутосом, асинаптические конфигурации СК, выявленные при электронной микроскопии, соответствовали по длине аутосомам 1-5 пары, одинаковым по G-структуре у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*. В то же время синапсис СК средних и мелких аутосом, включая различающиеся по G-структуре аутосомы 6, 7, 11, 12 и 13 (Графодатский, Раджабли, 1988; Romanenko et al., 2007), был нормальным. Исходя из полученных результатов, наиболее вероятной причиной стерильности гибридов *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* представляются видовые различия по X и Y хромосомам.

**МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ПОЛЕВКИ *MICROTUS FORIS* BUCHNER, 1889
И ПОЛЕВОЙ МЫШИ *APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771**

**И.Н. Шереметьева, И.В. Картавцева, М.В. Павленко, В.А. Костенко,
Т.Г. Овчинникова**

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия
sheremet76@yandex.ru*

Микроэволюция – начальная стадия эволюционного процесса. Раскрытие механизмов микроэволюционного процесса (Шварц, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; и др.) является одной из фундаментальных задач биологии. В этой связи значительный теоретический интерес представляют островные популяции широкоареальных видов.

Острова залива Петра Великого в Японском море (юг Приморского края) - это более 30 островов разной площади и временем изоляции, время их отделения датируется 8-11 тыс. лет (Велижанин, 1976), эти острова являются удобной моделью для изучения особенностей начальных этапов микроэволюционных процессов в малых изолированных популяциях млекопитающих, в особенности грызунов. Благодаря полной изоляции островов, как от материка, так и друг от друга каждая островная популяция эволюционировала независимо и, по-видимому, к настоящему времени является уникальной.

В качестве модельных объектов исследования нами выбраны грызуны двух видов: дальневосточная полевка *Microtus fortis* Buchner, 1889 и полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, 1771. *M. fortis* – политипический, широкоареальный вид Восточной Азии. На островах залива Петра Великого дальневосточная полевка является самым распространенным видом. Она зарегистрирована на всех островах за исключением Стенина (Чугунов, Катин, 1984; Катин, 1989), Верховского и Аскольд (Шереметьев, 2001). Ареал *A. agrarius* охватывает большую часть Западной и Восточной Европы, Южную Сибирь и Восточную Азию. На островах залива Петра Великого полевая мышь, так же как и дальневосточная полевка является распространенным видом, она и зафиксирована на 8 островах (Шереметьев, 2001). Популяции этих видов способны существовать даже на очень мелких островах, поскольку обладают внутривидовыми механизмами регуляции плотности населения.

Целью настоящей работы является исследование особенности микроэволюционных процессов на основе комплексного (морфологического, кариологического, аллозимного и молекулярно-генетического) анализа 10 популяций дальневосточной полевки (о-ва Русский, Путятина, Попова, Клыкова, Рейнеке, Большой Пелис, Рикорда, Матвеева, Скребцова и Лисий) и 5 популяций полевой мыши (о-ва Русский, Путятина, Попова, Большой Пелис и Аскольд).

Наибольший уровень отличий выявлен для выборок *M. fortis* с островов Большой Пелис и Матвеева по морфологическим, аллозимным, хромосомным и молекулярно-генетическим данным и для выборки *A. agrarius* с острова Большой Пелис по морфологическим и аллозимным данным. Вероятно, это может быть связано с наибольшей длительностью изоляции этих островов от материка (10-11 тыс. лет), а также небольшой площадью островов и как следствие малочисленностью популяций. Можно также предположить, что принцип основателя и эффект “бутылочного горлышка” могли играть здесь важную роль в формировании генетической и морфологической дифференциации.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов ДВО РАН: 09-Ш-А-06-168, 09-П-УО-06-005 и 09-П-СО-06-007.

ФИЛОГЕОГРАФИЯ НАДВИДА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS*: ПРОЦЕССЫ ИНТРОГРЕССИИ И ИЗОЛЯЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

А.Г. Шестак, А.Е. Балакирев, О.О. Григорьева, С.Г. Потапов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
orlovvic@yandex.ru*

Современная внутривидовая структура надвида обыкновенной бурозубки, подразделенность на хромосомные расы и краевые изолированные виды, является следствием многократного чередования в эволюции этой группы периодов единого большого видового ареала («зональная фаза»), и периодов, когда весь ареал, или только его часть, распалась на изолированные популяции («рефугиальная фаза») (Орлов, Малашкин, 2008).

Задачей нашего исследования был анализ нуклеотидных последовательностей мтДНК гена цитохром *b* и процессов интрогрессии и изоляции популяций. Изменчивость этого гена исследована методом прямого секвенирования, выборки взяты из 8 хромосомных рас обыкновенной бурозубки и популяции кавказской бурозубки на территории Русской равнины (80 сиквенсов); проведена оценка генетического разнообразия внутри вида включая данные Генбанка (50 сиквенсов). Рассчитана вариабельность, построены филогенетические древа методом «ближайшего связывания» и «максимальной парсимонии». По методу Темплетона построена сеть гаплотипов гена и прослежено сходство гаплотипов в различных хромосомных расах.

Продолжены исследования изменчивости мтДНК гаплотипов гена цитохром *b* хромосомных рас Восточной Европы, отличающихся полностью метацентрическим кариотипом (Balakirev et al., 2007). В частности впервые получены данные по изменчивости гена цитохром *b* в зоне контакта трех таких хромосомных рас, Москва, Селигер и Западная Двина, связанных узкими зонами гибридизации. Ранее имевшиеся данные относились преимущественно к хромосомным расам, у которых фиксированных диагностических робертсоновских перестроек не было, или имелась одна или две таких перестройки (данные по расам Англии, Скандинавии, Польши и Швейцарии). В подобных расах не отмечали фиксации гаплотипов.

Показано, что гаплотипы гена цитохром *b* не фиксируются в хромосомных расах с полностью метацентрическим кариотипом. Поэтому их нельзя использовать для диагноза хромосомных рас. Напротив, все пять известных аллопатрических видов в надвиде обыкновенной бурозубки (включая кавказскую бурозубку) хорошо диагностируются по гаплотипам этого гена, что связано с длительной репродуктивной изолированностью краевых видов.

Среди гаплотипов гена цитохром *b* можно выделить широко распространенные по ареалу вида и, вероятно, эволюционно более старые и эволюционно более молодые, распространение которых ограничено отдельными регионами (расы Скандинавии, бассейна Вислы, Поволжья, расы С-В Европы).

Сходство гаплотипов гена цитохром *b* в группе хромосомных рас из бассейна Вислы объясняется общим происхождением от популяций с акроцентрическим кариотипом и процессами современной интрогрессии.

Хромосомные расы С-В Европы, Кириллов и Ягры, имеют разное происхождение, но прослеживается древняя интрогрессия хромосомных перестроек из расы Кириллов в расу Ягры, которая и может объяснять сходство гена цитохром *b* при условии, что определенные гаплотипы поддерживаются отбором. Обычно полагают, что синонимичные замены нейтральны и митохондриальные филогруппы отражают родственные связи популяций. Очевидно, могут быть исключения. Ранее было показано, что распространение гаплотипов красной полевки, в некоторых популяциях рыжей полевки также поддерживается отбором (Потапов и др., 2007).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ, ПОДДЕРЖИВАЮЩИЕ ПАРАПАТРИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ЗЕМЛЕРОЕК-БУРОЗУБОК ИЗ ГРУППЫ *SOREX ARANEUS* L. 1756

Б.И. Шефтель¹, Н.В. Моралева¹, Ж. Хозер²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

² Факультет экологии и эволюции Лозаннского Университета (Швейцария)
borissheftel@yahoo.com

Исследования проводились осенью в 1994 и 1995 годах в Швейцарии. Изучались контактные зоны между близкородственными видами землероек *Sorex araneus* и *S. coronatus* (берег озера Невшаталь, кантон Во) и между *S. araneus* и *S. antinorii* (долина Хаслеталь, кантон Берн). Пара видов *S. araneus* и *S. antinorii* более близки между собой, и между ними известны случаи гибридизации около 5%. Между генетически более удаленными видами *S. araneus* и *S. coronatus* гибриды не известны. Исследования пространственного распределения контактирующих видов велись в течение двух лет на площадках мечения площадью 1 га, оборудованных Лонгвортскими ловушками. Для анализа различий в поведении у изучаемых видов, использовали результаты внутривидовых и межвидовых ссаживаний на нейтральной территории 80 x 80 см. В экспериментах участвовали только однополые неполовозрелые особи. Размещение *S. araneus* и *S. coronatus* на площадке практически не отличалось год от года. При этом виды были биотопически разобщены. Особи *S. coronatus* заселяли более сухую залесенную часть площадки, а особи *S. araneus* – кочкарниковое болото и местообитания его окружающие. Распределение *S. araneus* и *S. antinorii* на площадке хорошо различалось в разные годы. В 1994 году большинство землероек, не зависимо от видовой принадлежности, обитало в нижней наиболее продуктивной части площадки. На следующий год ситуация изменилась в богатой части площадки остался только *S. antinorii*, тогда как особи *S. araneus* в основном встречались на склонах, в менее продуктивных местообитаниях. При проведении ссаживаний между конспецификами *S. coronatus* и *S. araneus* основное различие в поведении этих видов заключалось в том, что для *S. coronatus* была в основном характерна ритуализованная агрессия, тогда как для *S. araneus* чаще наблюдалась прямая агрессия. При этом более слабая особь у *S. coronatus* после установления иерархического статуса, достигавшегося часто только демонстрационным поведением, продолжала активно перемещаться по арене. Напротив, более слабая особь у *S. araneus*, как правило, забивалась в угол, где и сидела до конца эксперимента. При ссаживании разных видов особи *S. coronatus* побеждали достоверно чаще. В целом особи *S. coronatus* достоверно больше перемещались, как в экспериментах с конспецификами, так и при ссаживании с другим видом. Эксперименты с другой парой видов *S. araneus* и *S. antinorii* показали сходную тенденцию. Однако достоверное различие наблюдались только при сравнении активности зверьков, *S. antinorii*, так же как и *S. coronatus* больше времени проводила в движении по сравнению с *S. araneus*. Возможно более четкие различия в экологии и в поведении между *S. araneus* и *S. coronatus* связаны с тем, что именно в этой паре видов генетическое родство меньше, и эти виды значительно большее время существовали как самостоятельные формы. С другой стороны контактная зона в долине Хаслеталь между *S. araneus* и *S. antinorii* возникла сравнительно недавно, тогда как зона контактов *S. coronatus* и *S. araneus* на склонах Юрского хребта, существовала много дольше и имеет значительную площадь. В любом случаи мы можем предположить, что изоляционные механизмы между *S. araneus* и *S. antinorii* по сравнению с другой парой видов в настоящий момент находятся на стадии становления.

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ БОЛЬШОГО (*Spermophilus major*) И ЖЁЛТОГО (*S. fulvus*) СУСЛИКОВ

А.А. Шмыров¹, С.В. Титов²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва,

²Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского, Пенза
shm-andrey2005@yandex.ru

По сравнению с грызунами других таксономических групп, у сусликов (*Spermophilus*) межвидовая гибридизация отмечена для многих видов. Однако, несмотря на долгую историю изучения естественной гибридизации сусликов, основные направления исследований были связаны либо с разработкой методов диагностирования гибридов (Бажанов, 1944; Денисов, 1963; Никольский, 1979 и др.), либо были направлены на изучение масштабов былой и современной гибридизации и направления интрогрессии (Ермаков, 1996; Титов, 1999; Ермаков и др., 2002, 2006; Титов и др., 2005, 2006; Титов, 2007), тогда как экологические, поведенческие и генетические механизмы гибридизации практически не изучались. В этом плане контактные поселения сусликов являются удобной моделью для изучения популяционных механизмов гибридизации.

Гибридная зона большого и жёлтого сусликов, вероятно, существует уже давно. Случаи естественной гибридизации *S. major* и *S. fulvus* отмечались в литературе неоднократно (Огнёв, 1947; Бажанов, 1944; Беляев, 1955). Современная зона гибридизации *S. major* и *S. fulvus* образовалась в результате расселения *S. major* в южном направлении (Ермаков, Титов, 2000; Опарин и др., 2000) и восстановления численности *S. fulvus* (после депрессии, наблюдавшей в 60-е гг.) у северных пределов области его обитания (Ермаков, 1997). Результатом активного расселения большого суслика в Саратовском Заволжье стало его проникновение в поселения жёлтого суслика (Краснокутский р-н) и формирование смешанных поселений этих видов (с. Усатово) (Шилова и др., 2002).

По данным наших многолетних исследований (2002-2009 гг.) модельного гибридного поселения большого и жёлтого сусликов вследствие ослабления действия барьерных факторов и в ходе гибридизации формируется особая генетическая структура поселения, эффективно поддерживаемая автономными популяционными процессами. Изменения генетической структуры гибридной популяции зависят не только от динамики внутренних процессов, но и от миграционной активности одного из родительских видов. Результатом периодически повторяющихся вселений особей одного из контактирующих видов в поселение аборигенного вида является увеличение частоты митотипов и Y-хромосомы первого. При однократном или незначительном по количеству особей вселении отмечается постепенное, соразмерное интенсивности размножения имеющих эти типы мтДНК самок, увеличение частоты митотипов и уменьшение, вследствие редуцированного характера наследования, частоты Y-хромосомы. Интенсивность генного потока со стороны одного из гибридизирующих видов в гибридной популяции также зависит от масштаба и периодичности его вселения в контактное поселение. Последняя особенность объясняет часто наблюдаемый в гибридных поселениях сусликов интрогрессивный характер гибридизации.

Таким образом, генетическая структура гибридных поселений сусликов имеет ряд особенностей, связанных как с историей образования этих поселений и периодически происходящими изменениями их состава вследствие вселения или убыли особей родительских видов, так и с ассортативностью контактов некон- и конспецифичных особей.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 10-04-00369), Президентского гранта (МК-183.2010.4) и в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 гг. (госконтракт №П911).

**НЕКОТОРЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ЛОКАЛИЗАЦИИ ГИБРИДНЫХ ЗОН У ХРОСОМНЫХ РАС
SOREX ARANEUS НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ**

Н.А. Щипанов, С.В. Павлова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
shchipa@mail.ru*

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) - уникальный вид мелких млекопитающих, насчитывающий более 70 внутривидовых хромосомных рас, парапатрически распространённых по всему ареалу. Каждая хромосомная раса надёжно маркирована определённым сочетанием диагностических хромосом, что позволяет точно определять кариотипическую принадлежность каждой особи. При детальном исследовании границ распространения рас часто обнаруживаются зоны межрасовой гибридизации соседних рас. На территории Западной Европы изучено 13 межрасовых гибридных зон (Searle, Wojcik, 1998). В России до недавнего времени были выявлены и детально исследованы лишь 2 гибридные зоны хромосомных рас *S. araneus*, одна из них расположена в верховьях Волги в центре России между расами Москва и Селигер (Bulatova et al., 2007), а другая в Западной Сибири между расами Новосибирск-Томск (Анискин, Лукьянова, 1989). К настоящему времени на территории Валдайской возвышенности в европейской части России намечена зона контакта трех рас Москва-Западная Двина-Селигер (Orlov, Borisov 2008), требующая дальнейших детальных исследований.

Более детальные исследования распространения хромосомных рас обыкновенной бурозубки, начатые авторами на Европейском Севере России (эта территория до сих пор оставалась «белым пятном») позволили выявить несколько новых зон контакта и гибридизации рас на этой территории.

В докладе представлены новые данные по распространению, кариотипической изменчивости и естественной гибридизации хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*S. araneus*) на Европейском северо-востоке России.

Работа поддержана РФФИ (08-04-00553), ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009-2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282) и Грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-1155.2009.4)

РЕЗУЛЬТАТЫ СКРЕЩИВАНИЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО И БЕНГАЛЬСКОГО КОТОВ С ДОМАШНИМИ КОШКАМИ

Юдин В.Г.

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН, Владивосток, Россия
vudin@mail.primorye.ru

Дальневосточный лесной кот – представитель мелких восточноазиатских кошек рода *Prionailurus* Severtzov, 1858, видовой статус которого окончательно не признан. Его включают в состав *P. bengalensis* Kerr, 1792, на уровне подвида (Nowell, Jackson, 1996; Аристов, Барышников, 2001, и др.) и признают в качестве самостоятельного вида (Гептнер, 1971; Якименко и др., 1995, и др.). Также указывается на свободное скрещивание с домашними кошками (Гептнер, Слудский, 1972). С целью внесения ясности в вопросы таксономии и вероятности гибридизации дальневосточного кота, были выполнены экспериментальные работы с вовлечением бенгальского кота и домашней кошки. В эксперимент были включены дальневосточные коты, взятые из природы, бенгальские коты, полученные из Свердловского зоопарка, сиамская кошка (самка) и домашние кошки пород, распространённых у населения Приморского края, завезённые в XIX-XX вв. переселенцами из европейской части страны. Всего в работе было задействовано более 30 дальневосточных котов, три бенгальских, 18 домашних и одна самка сиамской кошки. Брачные пары создавались в различных комбинациях самцов и самок разных форм, а работы продолжались с 1980 по 2009 гг.

Вопреки утверждениям, гибридизация дальневосточного кота с домашней кошкой и бенгальским котом не дала ожидаемых результатов. Лишь сиамская кошка в паре с дальневосточным котом показала высокую продуктивность: гибриды первого и второго поколений плодовиты с полиэстричным типом размножения.

Выводы:

1. Установлено полное отсутствие не только положительного репродуктивного поведения между дальневосточным и бенгальским котами, но и вообще отсутствие брачных игр в парах с различной комбинацией самцов и самок, что даёт основание предположить об их достаточно глубокой этологической и репродуктивной разобщённости, достигающей видового уровня.

2. Отсутствие в преобладающем большинстве опытов репродуктивных спариваний и рождение самками домашней кошки от самцов дальневосточного кота нежизнеспособного потомства и, нередко, отсутствие спариваний самцов домашней кошки с самками дальневосточного кота, свидетельствует о генетической и этологической отдалённости дальневосточного кота и местной домашней кошки.

3. Свободная гибридизация амурского кота с сиамской кошкой и рождение плодовитого потомства есть прямое свидетельство существования в Юго-Восточной Азии центра происхождения пород домашней кошки с участием видов рода *Prionailurus*.

4. Рождение сиамской кошкой мёртвых котят от самца бенгальского кота не поддаётся анализу в связи с малочисленностью опытов.

5. Появление в природе гибридного потомства между самцами дальневосточного кота и самками домашней кошки вполне вероятно, но только с породами, связанными происхождением с Юго-Восточной Азией или с гибридами южно-азиатских и европейских домашних кошек. Гибридизация самок дальневосточного кота и самцов домашней кошки практически невозможна по причине отсутствия самцов домашней кошки в природе в период течки у самок дальневосточного кота.

6. Выявлен круглогодичный сперматогенез самцов дальневосточного кота, способствующий возможной гибридизации с самками домашней кошки. Появление таких гибридов, обладающих высоким репродуктивным потенциалом и полициклическим типом размножения в биотопах, представляет прямую угрозу целостности генофонда дальневосточного кота.

7. Выполненные исследования подтверждают видовой статус дальневосточного лесного кота – *Prionailurus euphilura* Elliot, 1871.

ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ПОЛЕВОК В УРАЛЬСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Л.Э. Ялковская¹, Е.А. Маркова¹, М.И. Чепраков¹, О.В. Полявина²

¹ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, Россия

²НТГСПА, Нижний Тагил, Россия

lida@ipae.uran.ru

В условиях совместного обитания хромосомных видов-двойников группы «*arvalis*» на Урале впервые обнаружены два случая естественной межвидовой гибридизации *M. arvalis* (форма «*obscurus*») и *M. rossiaemeridionalis*, установленные по цитогенетическим данным (Гилева и др., 2000; 2001). Ранее возможность их гибридизации была показана только в лабораторных условиях, но в симпатрирующих популяциях в других регионах не выявлена (Мальгин, 1983; Мейер и др., 1996).

Описания кариотипов и физиологического статуса двух обнаруженных гибридных самок даны в работах Гилевой и др. (2000, 2001). Гибриды различались по репродуктивному статусу: одна из самок была стерильна (недоразвитые яичники и матка), у второй соотношение желтых тел и плацентарных пятен свидетельствовало о высокой доимплантационной гибели. Следовательно, на Урале имеет место нарушение прекопуляционных и презиготических изолирующих механизмов. Несмотря на то, что эти находки не позволяют предполагать наличие латерального переноса генов между видами-двойниками, вопрос о факторах, обуславливающих нарушение механизмов их репродуктивной изоляции в уральских популяциях, остается открытым.

В работе обобщены данные кариологических исследований *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* на Урале с целью выявления особенностей их совместного обитания в регионе и факторов, приведших к нарушению механизмов репродуктивной изоляции.

Кариотипировано 730 *M. arvalis obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* из 27 локалитетов (51°08'–60°24'СШ, 53°28'–62°25'ВД). Наряду с единовременными отловами, в 12 точках исследования проводили в течение 2–4 лет. Обыкновенная полевка представлена в 26 локалитетах, восточноевропейская – только в 8, из которых в 7 – совместно с *M. arvalis*. Обыкновенная полевка обнаружена как в естественных, так и в субприродных и полуприродных местообитаниях, различающихся по степени антропогенной трансформации структуры растительных сообществ (Goudie, 2005), а восточноевропейская – только в субприродных и полуприродных местообитаниях.

Результаты отловов разных лет в точках совместного обитания позволяют предполагать асинхронность флуктуаций численности *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* при изменении их пространственного размещения год от года. Гибридизация обнаружена в 2 локалитетах. В п. Озерный на участке 300 м², окруженном зоной техногенной пустыни в 1998 г. отловлена гибридная самка на фоне низкой численности обоих видов. В 1999 г. в этом локалитете грызуны отсутствовали, что свидетельствует об его относительной изолированности от других местообитаний. В случае обнаружения второго гибрида (п. Байны, 2001 г.) в зоне отлова наблюдалось резкое преобладание *M. arvalis* (73 особи) над *M. rossiaemeridionalis* (1 самец).

Характер распространения видов-двойников в регионе согласуется с представлениями о прохождении восточной границы непрерывного ареала восточноевропейской полевки по Уралу и ближнему Зауралью. В высокофрагментированных местообитаниях асинхронные флуктуации численности *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* приводят к временному отсутствию конспецифичных половых партнеров в период максимальной интенсивности размножения, что может создавать условия для снижения эффективности прекопуляционных изолирующих механизмов и гибридизации.

Работа поддержана РФФИ №08-04-00638, ФЦП, гос.контр. №02.740.11.0279, программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Именной указатель

Абрамов А.В.	3, 75	Дзуев Р.И.	8
Абрамсон Н.И.	72	Домнич А.В.	78
Авдеев М.С.	41	Домнич В.И.	78
Аккиев М.И.	28	Дорошенко М.А.	34
Альбов С.А.	4	Дорошенко Н.В.	34
Амбарян А.В.	5, 45	Дэвисон Дж.	75
Антонец Н.В.	6	Евсиков В.И.	81
Аргунов А.В.	18	Евстафьев И.Л.	35
Артюшин И.В.	46	Егоров С.В.	12
Бакаева С.С.	88, 89	Ермаков О.А.	36, 37
Баклушинская И.Ю.	7, 58	Жигальский О.А.	38
Балакирев А.Е.	98	Звычайная Е.Ю.	4, 39
Банникова А.А.	4, 8, 9, 10, 71	Зоренко Т.А.	40
Баскевич М.И.	11, 12, 13, 55, 59	Иванова Т.В.	55
Башева Е.А.	14	Капустина С.Ю.	23
Бекетов С.В.	15	Картавцева И.В.	41, 73, 92, 97
Бекетова М.П.	15	Ковальчук А.Н.	42
Беляченко А.В.	16	Коломиец О.Л.	58
Бердюгин К.И.	21	Коновалова Е.В.	41
Богданов А.С.	17	Кораблёв В.П.	44, 64, 92, 95
Боескоров Г.Г.	18	Кораблев М.П.	43
Большаков В.Н.	19	Кораблев Н.П.	43
Борисов Ю.М.	20	Кораблев П.Н.	43
Бородин А.В.	21, 22	Коробицына К.В.	92
Бородин П.М.	14	Корстен М.	75
Брандлер О.В.	23	Костенко В.А.	97
Булатова Н.Ш.	24, 25, 68	Котенкова Е.В.	5, 45
Буткаукасас Д.	81	Крускоп С.В.	46
Бучукури Р.Г.	28	Кузнецова И.А.	26, 47
Васильева И.А.	26	Кузьмин Ал.А.	88, 89
Васильева Н.Ю.	27, 94	Кузьмин Ан.А.	48, 88, 89
Вейнберг П.И.	28	Кшнясев И.А.	21, 49, 72
Власов А.А.	12	Лавренченко Л.А.	25, 50, 68
Вознесенская В.В.	45	Лебедев В.С.	8, 9, 10
Войта Л.Л.	29, 41	Левенкова Е.С.	51
Воробьев А.А.	75	Легкобит А.П.	15
Вулла Э.	75	Лисовский А.А.	52
Гимранов Д.О.	30	Ляпунова Е.А.	58, 75
Голенищев Ф.Н.	8, 14, 25, 54, 68	Макарова О.А.	53
Гребеник А.Т.	31	Маликов В.Г.	8, 54
Григорьева О.О.	32, 98	Малыгин В.М.	31, 51, 55, 56
Григорьева Т.В.	33	Мальцев А.Н.	57
Гуреев С.В.	91	Марков Н.И.	75
Гуреева А.В.	91	Маркова Е.А.	103
Давыдова Ю.А.	21, 49, 72	Матвеевский С.Н.	58
Данилкин А.А.	39	Миронова Т.А.	12, 59

Монахов В.Г.	70	Спиридонова Л.Н.	80
Моралева Н.В.	99	Сруога А.	81
Мухачева С.В.	72	Стариков В.П.	60
Наджафова Р.С.	66	Стародубайте М.	81
Наконечный Н.В.	60	Стахеев В.В.	17
Нанова О.Г.	61	Стекленин Е.П.	82
Оболенская Е.В.	52	Степанова В.В.	83
Овчинникова Т.Г.	97	Струкова Т.В.	84
Окулова Н.М.	6, 12, 59	Сурин В.Л.	33, 36, 37
Опарин М.Л.	11	Сычева В.Б.	85
Орлов В.Н.	62	Тараненко Д.Е.	86, 87
Осипова О.В.	63, 74, 79	Титов С.В.	36, 37, 48, 88, 89, 100
Павленко М.В.	64, 92, 97	Тиунов М.П.	22
Павлинов И.Я.	65	Торгашева А.А.	14
Павлова С.В.	24, 66, 71, 101	Туманов И.Л.	75
Пепко В.А.	78	Тумасьян Ф.А.	90
Полявина О.В.	103	Феоктистова Н.Ю.	91
Поляков А.В.	67, 87	Филиппечев А.О.	16
Потапов М.А.	81	Фоминых М.А.	21, 22
Потапов С.Г.	12, 25, 32, 68, 98	Формозов Н.А.	33, 37
Потапова Е.Г.	31, 69	Фрисман Л.В.	44, 92, 95
Пузаченко А.Ю.	3	Харинг Э.	41
Ранюк М.Н.	70	Хляп Л.А.	4, 9, 93
Распопова А.А.	71, 90	Хо С.	75
Родченкова Е.Н.	72	Хозер Ж.	99
Рожнов В.В.	9, 31	Холодова М.В.	39
Рослик Г.В.	73	Хрущова А.М.	94
Рутовская М.В.	9, 74	Хуламханова М.М.	8
Рябкова А.В.	41	Цвирка М.В.	44, 64, 95
Саарма У.	75	Чепраков М.И.	103
Савельев А.П.	75	Черепанова Е.В.	27, 96
Сапельников С.Ф.	11, 12, 59	Шереметьева И.Н.	41, 92, 97
Сатаев Р.М.	30	Шестак А.Г.	32, 98
Сафронова Л.Д.	76, 77, 96	Шефтель Б.И.	99
Сергеев Е.Г.	77	Шмыров А.А.	88, 89, 100
Сижажева А.М.	8	Щипанов Н.А.	24, 71, 90, 101
Смирнова И.А.	78	Юдин В.Г.	102
Соктин А.А.	74, 79	Ялковская Л.Э.	103

Научное издание

**ЦЕЛОСТНОСТЬ ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ
(ИЗОЛИРУЮЩИЕ БАРЬЕРЫ И ГИБРИДИЗАЦИЯ)**

Материалы конференции

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 105 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»

121099 Москва, 5-я Кабельная ул., 2

Подписано в печать 19.04.2010. Заказ № 378

Формат 70×100/16. Объем 6,7 уч. изд. л. Тираж 200 экз.