

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН
Териологическое общество при РАН

СТРУКТУРА ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ

(21–23 октября 2015 г.)



Товарищество научных изданий КМК
Москва, 2015

Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 92 с.

Сборник включает материалы докладов участников конференции по проблемам структуры вида у млекопитающих (Москва 21–23 октября 2015 г.). На конференции рассматриваются такие вопросы как: критерии, способы и принципы структуризации вида, особенности структуры вида у стенотопных и эвритопных видов, роль барьеров в поддержании внутривидовой структуры, поведенческие механизмы дифференциации вида, филогеография и гибридные зоны у млекопитающих

Оргкомитет:

Рожнов В.В., ИПЭЭ РАН, д.б.н., член-корр. РАН – председатель
Павлова С.В., ИПЭЭ РАН, к.б.н. – координатор конференции
Абрамсон Н.И., ЗИН РАН, к.б.н.
Антоневич А.Л., ИПЭЭ РАН, к.б.н.
Баклушинская И.Ю., ИБР РАН, д.б.н.
Банникова А.А., Биологический ф-т МГУ, к.б.н.
Лавренченко Л.А., ИПЭЭ РАН, д.б.н.
Лисовский А.А., Зоологический музей МГУ, к.б.н.
Мещерский И.Г., ИПЭЭ РАН, к.б.н.
Поплавская Н.С., ИПЭЭ РАН, к.б.н.
Суров А.В., ИПЭЭ РАН, д.б.н.
Тесаков А.С., ГИН РАН, к.г.-м.н.
Титов С.В., Ф-т физико-математических и естественных наук ПГУ, д.б.н.
Феоктистова Н.Ю., ИПЭЭ РАН, д.б.н.
Холодова М.В., ИПЭЭ РАН, д.б.н.

Организационно-технический комитет:

Павлова С.В., ИПЭЭ РАН, к.б.н., координатор
Поплавская Н.С., ИПЭЭ РАН, к.б.н.
Сычева В.Б., ИПЭЭ РАН, к.б.н.
Миронова Т.А., ИПЭЭ РАН, к.б.н.
Кораблев М.П., ИПЭЭ РАН, инж.
Григорьева О.О., ИПЭЭ РАН, к.б.н.
Громов Антон, ИПЭЭ РАН, асп.

Проведение конференции поддержано РФФИ (грант 15-04-20885-г)

Официальный оператор научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (SPS2015) – компания ООО «Мономакс» (www.monomax.ru), член Международной Ассоциации профессиональных организаторов деловых мероприятий (International Congress and Convention Association, ICCA)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS
Russian Theriological Society

THE STRUCTURE OF MAMMALIAN SPECIES

SCIENTIFIC CONFERENCE
OCTOBER 21–23, 2015
Moscow, Russia



KMK SCIENTIFIC PRESS
MOSCOW 2015

The structure of mammalian species. Materials of the Scientific Conference. Moscow, KMK Scientific Press, 2015. 92 pp.

The volume of abstracts includes materials of the Conference “The structure of mammalian species” (October 21–23, 2015, Moscow, Russia). The materials presented at the Conference covers the following aspects of mammalian biology: spatial and temporal intraspecific structure, phylogeography, influence of physiographical barriers on the intraspecific structure, hybrid zones in mammals, behavioural mechanisms of speciation in mammals, particular cases in mammalian intraspecific structure.

Editor-in-Chief – Professor V.V. Rozhnov

Technical Editors – S.V. Pavlova

Steering Committee:

Chairman – Prof. Viatcheslav Rozhnov,

Conference Manager – Dr. Svetlana Pavlova

Members

Dr. Natalia I. Abramson

Dr. Anastasia Antonevich

Dr. Irina Yu. Baklushinskaya

Dr. Anna A. Bannikova

Dr. Leonid A. Lavrenchenko

Dr. Andrey A. Lissovsky

Dr. Iliya G. Meschersky

Dr. Natalya Poplavskaya

Dr. Alexey V. Surov

Dr. Alexey S. Tesakov

Prof Sergey V. Titov

Dr. Natalia Yu. Feoktistova

Dr. Marina V. Kholodova

Dr. Vera B. Sycheva

Dr. Tatyana A. Mironova

Miroslav Korablev

Dr. Olga O. Grigoryeva

Anton Gromov

This Conference was supported by Russian Foundation for Basic Research
(grant 15-04-20885)

Official operator of the Conference is OOO Monomax Company (www.monomax.ru),
member of the International Congress and Convention Association, ICCA

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ АЗИАТСКИХ ВОДЯНЫХ ЗЕМЛЕРОЕК
(LIPOTYPHILA, SORICIDAE, *CHIMARROGALE* S. LATO)

А.В. Абрамов¹, А.А. Банникова², В.С. Лебедев³, Е.Д. Землемерова², В.В. Рожнов⁴

¹ Зоологический институт РАН

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

³ Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова,

⁴ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

a.abramov@mail.ru

Род азиатских водяных землероек *Chimarrogale* Anderson, 1877, согласно современным представлениям, включает 6 видов, широко распространенных в Восточной и Юго-Восточной Азии (Hutterer, 2005). Три вида обитают на островах – *C. platycephalus* (Temminck, 1842) встречается в Японии (Хонсю, Кюсю), *C. sumatrana* (Thomas, 1921) – на Суматре, *C. phaeura* Thomas, 1898 – на Борнео. *Chimarrogale hantu* Harrison, 1958 известен только из южной части Малайского полуострова, два других вида широко распространены в континентальных районах ЮВ Азии. Китайская водяная землеройка *C. styani* De Winton, 1899 известна из северной Бирмы и южного Китая (Шеньси, Сычуань), гималайская землеройка *C. himalayica* (Gray, 1842) имеет обширный ареал от центрального и южного Китая (включая Тайвань) до северных районов Индии и Индокитая.

Анализ митохондриальной и ядерной ДНК (Yuan *et al.*, 2013; наши данные) выявил высокое разнообразие в группе *C. himalayica* s.lato. Уровень различий между таксонами, ранее рассматривавшимися как отдельные подвиды (*leander* Thomas, 1902, *varennei*, *himalayica*), свидетельствует об их видовом ранге. В предыдущем исследовании (Yuan *et al.*, 2013) водяные землеройки из южного Китая, северного и центрального Вьетнама были отнесены к отдельному виду *C. varennei* Thomas, 1927. Изученные нами дополнительные материалы из южного Вьетнама (провинции Даклак, Ламдонг и Контум), включая экземпляры из района, близкого к типовой территории формы *C. varennei* Thomas, 1927, позволили установить, что это название относится именно к землеройкам южного Вьетнама. Землеройки южного Китая, северного и центрального Вьетнама относятся к отдельному виду, еще неопisanному виду.

Филогенетический анализ выявил существование 2 линий, одна включает *C. phaeura*, другая – *C. platycephalus*, *C. styani* и *C. himalayica* s.lato. Генетическая дистанция между этими кладами составляет 15%. Существенные отличия островной линии (Борнео) свидетельствует в пользу точки зрения Томаса (Thomas, 1921), который рассматривал водяных землероек Зондских островов (*C. sumatrana* и *C. phaeura*) в составе отдельного рода *Crossogale*. Вероятно, к этому же роду следует относить и *C. hantu* из южной части Малайского полуострова.

Работа поддержана проектами РФФИ № 15-34-50334 мол-нр, 14-04-00034а и 15-29-02771 офи-м.

СЮРПРИЗЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ТИПОВЫХ ЭКЗЕМПЛЯРОВ АМУРСКИХ ЛЕММИНГОВ

Н.И. Абрамсон, Т.В. Петрова

Зоологический институт РАН

NAbramson@zin.ru

Таксономическая структура рода настоящих леммингов (*Lemmus* Link, 1795), несмотря на большое количество разнообразных данных, остается весьма запутанной. Единственный факт, не вызывающий сомнения, это деление рода на 2 ветви: евразийскую и североамериканскую с границей, проходящей по р. Колыма. В состав североамериканской ветви входит один вид – *L.trimucronatus*, а вот таксономическая структура евразийской ветви неоднозначна. Традиционно в ее составе рассматривают 3-4 аллопатрических вида, различающихся окраской меха и размерами. В то же время кариологические различия отсутствуют (Гилева и др., 1984) и репродуктивных барьеров нет (Покровский и др., 1984). Молекулярные данные (Fedorov et al., 1999, Abramson et al., 2008) не согласуются с традиционной структурой и маркируют другой состав таксонов. Молекулярными методами до сих пор были изучены не все формы. Не изученным оставался амурский лемминг. Ни в одной работе по кариологии, гибридизации и молекулярному анализу не использовались животные из *terra typica*. В качестве «амурского лемминга» в работах первого типа исследовали животных из окр. п. Чульман, в южной Якутии, а молекулярные данные были получены только для популяции с Камчатки (Fedorov et al., 1999, Abramson et al., 2008). Однако точка зрения, по которой камчатские лемминги - подвид амурского (Чернявский и др., 1993), далеко не бесспорна. Для уточнения состава и статуса форм внутри евразийской ветви настоящих леммингов мы проанализировали фрагменты цитохрома *b* (350 пн) амурских леммингов из фондовой коллекции ЗИН РАН, прежде всего из типовых экземпляров. Нами исследованы: голотип *L.amurensis* (№ 13722, окр.пристани Пикан, р.Зея.), голотип *L.amurensis ognevi* (№ 16754, Верхоянский р-н, р. Нельгесе), лектотип *L.flavescens* (№ с.90, Камчатка, точное место неизвестно, колл. Ф. Киттлиц., 1828?) и амурский лемминг из окр. п. Чульман, (№71779). Результаты убедительно показывают, что: 1) к амурскому леммингу можно отнести лишь леммингов из окр. п. Чульман. Вместе с голотипом они образуют хорошо поддержанную кладу, сестринскую всем остальным формам сибирского лемминга. При этом, как топология полученного дерева, так и генетические дистанции (5%), убедительно свидетельствуют в пользу видового статуса амурского лемминга; 2) предположение об идентичности леммингов с Камчатки и южной Якутии и, собственно амурского лемминга, (Чернявский и др., 1993, Carleton, Musser, 2005) оказалось неверно и, лемминги Камчатки никак не могут рассматриваться в качестве подвида амурского; 3) Типовой экземпляр *L.amurensis ognevi*, описанный Б.С.Виноградовым, 1933(с.58) вне всякого сомнения, как и ранее исследованные камчатские лемминги (Fedorov et al., 1999, Abramson et al., 2008), относится к восточной кладе *L.sibiricus*; 4) и, самое неожиданное, лектотип *L.flavescens* оказался относящимся к бурому леммингу (*L.trimucronatus*), т.е. к североамериканской ветви рода. К сожалению, на этикетке экземпляра, собранного Ф.Киттлицем нет данных о точном месте поимки, но изучив маршруты его поездок на п-ове в течении 2-х сезонов, с большей долей вероятности можно предполагать, что экземпляр был пойман в тундрах на юго-западном побережье Камчатки. В настоящее время сибирские лемминги известны на Камчатке только в кальдере вулкана Узон, и это сибирские лемминги, и столь изолированное от основного ареала нахождение бурого лемминга представляет огромный интерес. К сожалению, никаких документально подтвержденных находок этого вида на Камчатке ни в 20, ни в 21 веке неизвестно. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-04602.

ЛИНЕЕВСКИЙ ВИД КАК СИСТЕМА: КОНЦЕПЦИЯ Н.И. ВАВИЛОВА В КОНТЕКСТЕ СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ

Н.И. Абрамсон

Зоологический институт РАН

NAbramson@zin.ru

За прошедшие 85 лет с момента доклада Н.И. Вавилова и выхода его работы, концепция вида интенсивно развивалась, поток публикаций на эту тему ошеломляет. Стоит отметить при этом, что, несмотря на всемирную известность Н.И. Вавилова как ученого, его концепция вида (ВКВ) не столь популярна как закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и о ней практически не упоминают в современных сводках по теории вида и видообразованию. Любопытно, что работа Н.И. Вавилова появляется на волне первых успехов генетики начала XX века и одна из первых попыток обобщений всех имеющихся к тому времени данных в приложении к проблеме вида. Последние десятилетия XX века и начало нового столетия также ознаменованы бурным развитием молекулярно-генетических методов. Появились новые и гораздо более чувствительные инструменты для изучения живых организмов, основанные на непосредственном анализе первичной структуры ДНК. Стремительно развиваются и статистические методы, нацеленные на поиск границ между внутривидовыми и межвидовыми генетическими отличиями. Интересно, что в концептуальном плане современная волна популярности генетических подходов к анализу биоразнообразия привела к доминированию концепции, по сути, полностью противоположной Вавиловской. В данном сообщении предпринята попытка рассмотреть насколько актуальна сегодня концепция Вавилова с точки зрения трех взаимосвязанных значений понятия «вид»: концепции, категории и таксона.

ГИБРИДИЗАЦИЯ СРЕДИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

С.А. Альбов¹, А.А. Банникова², А.С. Богданов³, Л.А. Хляп⁴

¹ФГБУ «Приокско-Тerrasный государственный природный биосферный заповедник»

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

³Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

⁴Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
s-albov@yandex.ru

Приокско-Тerrasный заповедник (ПТЗ) расположен в южной части Москворецко-Окской морено-эрозионной равнины на левом берегу Оки (Серпуховской район Московской области). Здесь проходила южная граница раннеплейстоценового окского покровного оледенения. По лесорастительному районированию территория заповедника отнесена к подзоне тенистых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе (Атлас карт ПТЗ, 2005).

Молекулярно-генетические исследования показали, что заповедник находится в обширной зоне природной гибридизации обыкновенного (*Erinaceus europaeus* L. 1758) и южного (*E. roumanicus* Barrett-Hamilton 1900) ежей, а также южной и северной внутривидовых форм желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melchior 1834). (Систематика дана по: Млекопитающие России..., 2012)

В 2007-2013 гг. в ПТЗ и его окрестностях собрано 9 ежей, которые были генотипированы. Из них 4 по ядерным маркерам (11 микросателлитных локусов и 1-й интрон TTR) оказались южными ежами, однако имели митохондриальный геном обыкновенного ежа. Два экземпляра, с большой вероятностью представляли собой гибридов первого-второго поколений, и 3 ежа по всем маркерам определялись как «чистокровные» *E. roumanicus* без примеси *E. europaeus*. Таким образом, установлен факт обитания в заповеднике и вблизи него как гибридных экземпляров, так и «чистокровных» особей южного ежа. Что касается обыкновенного ежа, то к настоящему времени его «чистокровные» особи в ПТЗ и его окрестностях не обнаружены.

Ранее, при анализе гена *COI* мтДНК (Богданов и др., 2012, 2014) были выявлены две дискретные внутривидовые формы желтогорлой мыши – северная и южная, слабо, но строго разобщенные генетически (средняя величина дистанции по алгоритму Кимура-2 – 0,021). Исследовано 10 желтогорлых мышей, отловленных в ПТЗ в 2011 г. Из них 8 особей имели митотипы северной формы и 2 – митотипы южной формы, что доказывает гибридное происхождение данной популяции.

Как и во многие заповедники, на территорию ПТЗ было преднамеренно интродуцировано (включая реинтродукцию) 3 вида млекопитающих, и 6 видов вселились самостоятельно из ближайших охотхозяйств (Бобров, Альбов, 2007; Бобров и др., 2008). Судя по морфологическим показателям, совместное обитание и относительно невысокая численность приводила к гибридизации оленей *Cervus (elaphus) elaphus* L. 1758 и *Cervus nippon* Temminck 1838 (Летопись природы, 1990, 1991, 1995). Молекулярно-генетические и морфологические данные (Альбов и др., 2011) позволяют предполагать гибридизацию косуль *Capreolus (capreolus) capreolus* L. 1758 и *Capreolus (capreolus) pygargus* Pallas 1771.

Таким образом, как природные факторы, так и стремление человека к обогащению фауны, сопровождавшееся инвазиями зверей на территорию ПТЗ, привели к возникновению на юге Московской области гибридных зон млекопитающих различных видов и внутривидовых форм.

Поддержано РФФИ: №№ 14-04-00037а; 14-04-00785; 15-29-02550 и Программой Президиума РАН “Динамика и сохранение генофондов”.

**ПОЗДНИЕ КОЖАНЫ ЕВРАЗИИ (*EPTESICUS SEROTINUS* S. LATO;
VESPERTILIONIDAE) – ПОЛИТИПИЧЕСКИЙ ВИД ИЛИ ВИДОВОЙ
КОМПЛЕКС?**

И.В. Артюшин², С.В. Крусков¹, В.С. Лебедев¹, А.А. Банникова²

¹Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова,

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

kruskov@zmmu.msu.ru

Поздних кожанов традиционно рассматривали как политипический вид (насчитывающий не менее 8–9 подвидов), обладающий обширным трансконтинентальным ареалом (Simmons 2005). Позднейшие исследования с привлечением молекулярных данных показали спорность такой точки зрения, возведя некоторые формы в ранг вида или полувида (Juste et al. 2013). Данные по филогении настоящих кожанов, основанные на анализах митохондриальных и ядерных генов, взаимно противоречивы, что, возможно, связано с ретикулярными процессами, имевшими место на протяжении эволюции рода. Так, своеобразие европейской митохондриальной гаплогруппы (*E. serotinus* s. str.) оказалось следствием давнего заимствования мтДНК у *E. nilssonii* (Artyushin et al. 2009). Митохондриальные данные также показывают высокую обособленность восточных форм (известных как *E. andersoni* или *E. pachyomus*). Между тем, проведенный нами анализ пяти ядерных генов напротив говорит о сравнительно недавней дивергенции внутри комплекса и не позволяет однозначно придавать *E. pachyomus* видовой ранг. Для выяснения соотношения между генетическим и морфологическим разнообразием в этой группе был предпринят морфометрический анализ трансформированных данных (устранен фактор абсолютного размера) по 298 экземплярам кожанов со всего ареала видовой группы. Достаточно отчетливо выделяются три основных кластера, приблизительно соответствующие *E. s. serotinus* (Европа), *E. s. turcomanus* (Средняя Азия) и *E. pachyomus* (Восточная Азия). Различия между этими кластерами сопоставимы (последний незначительно более обособлен от первых двух, чем они друг от друга). Это, с одной стороны, очевидно противоречит идее объединения *E. s. serotinus* и *E. s. turcomanus* в один таксон, поддерживая статус второго как «хорошего» подвида; с другой стороны, это противоречит представлениям о высокой обособленности восточной клады и подтверждает наши данные по яДНК, предполагая рассматривать *E. pachyomus* как подвид (или группу подвидов). Выборка из северо-восточной Индии (вероятно, собственно «*pachyomus*») хотя и обнаруживает определенное сходство с прочими «восточными» зверьками, в некоторых вариантах анализа достаточно обособлена сама по себе. При этом форма «*shiraziensis*», которой придается высокий ранг, морфометрически соответствует типичному *E. serotinus*. Часть выборок занимает промежуточное положение между *E. s. serotinus* и *E. s. turcomanus*, позволяя предположить их смешанное происхождение. Неопытным остается положение выборки с Сырдарьи, определенно обнаруживающей сходство с европейским кластером. В целом, наблюдаемая ситуация с поздними кожанами поддерживает представление о существовании политипических видов, от которого призывают отказаться наиболее ярые сторонники генетической концепции вида.

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *MYOTIS DAUBENTONII* (CHIROPTERA) НА САМАРСКОЙ ЛУКЕ

Ф.З. Байшев¹, Д.Г. Смирнов¹, Н.М. Курмаева¹, В.П. Вехник²

¹Пензенский государственный университет

²Жигулевский заповедник

baishev-91@mail.ru

Myotis daubentonii – широко распространенный в Европе вид, в ряде мест многочислен и образует крупные зимовочные скопления (Смирнов, Вехник, 2011). Одним из таких мест является Самарская Лука, где ежегодно в искусственных подземельях отмечается зимовка до 2.5 тысяч особей. Выявлено, что на зимовках численно преобладают самки, а в летнее время происходит изменение соотношения полов. В местах приближенных к зимовочным убежищам остаются преимущественно самцы, тогда как беременные самки откочевывают от них на расстояние более 30 км (Смирнов, Вехник, 2014). Целью работы было изучение генетической структуры *M. daubentonii* на Самарской Луке в местах зимовок и летнего обитания. Материалом для работы послужили образцы тканей (биопсия перепонки крыла), собранные в летние и зимние периоды 2011–2013 гг. В зимние периоды животных добывали в местах их массовых зимовок, локализованные в четырех крупных искусственных подземельях. В летние периоды зверьки были добыты паутиными сетями в пяти точках, находящихся на удалении от 1 до 30 км друг от друга. Анализ фрагментов ДНК проводили с использованием ISSR-праймера.

В девяти изученных выборках выявлено 18 маркерных фрагментов ДНК, размеры которых составляли от 201 до 770 пн. Все фрагменты оказались полиморфными. Генетический полиморфизм в суммарной выборке вида составил 93.8%, общее генное разнообразие (H_t) – 0.35, а среднее выборочное генное разнообразие по всем локусам (h) 0.25. Таким образом, среднее значение для изученных популяций оказалось несколько ниже, чем в суммарной выборке. Большая часть этого разнообразия приходится на внутривидовую составляющую ($H_s=0.34$, $G_{cs}=0.27$) и лишь незначительная на межвидовую ($G_{st}=0.023$). При разделении выборок по сезону года внутривидовое разнообразие для выборок из летних мест обитания составило $H_s=0.24$, а из мест зимовок – $H_s=0.37$, в то время как уровень межвидовой дифференциации определен как 0.32 и 0.21 соответственно. Оценка генного потока показала, что как в выборках из летних местообитания ($N_m=0.53$), так и из зимующих популяций ($N_m=0.92$) его значения не превышают единицы, что демонстрирует высокую генетическую подразделенность между большинством выборок, собранных в пределах каждого сезона. Выявленные ранее экологические закономерности зимовок (Смирнов и др., 2007) и проведенный анализ генетической изменчивости *M. daubentonii*, обитающих в условиях Самарской Луки, позволили констатировать, что зимующие в разных искусственных подземельях особи формируют отдельные популяции, которые абсолютно изолированы в зимний период года. Уровень их дифференциации относительно высок, но при этом поток генов все же не исключен. Межвидовая гибридизация возможна, например, во время осенних перемещений особей из разных популяций от летних мест обитания к местам зимовок и случайных их посещениях одних и тех же мест осенних «роений», а также за счет «не обремененных» импринтингом к местам зимовок молодых животных, которые могут приносить свои аллели в другие популяции. Все это также объясняет высокий уровень полиморфизма популяций. По окончании спячки особи из мест зимовок разлетаются на разное от них расстояние в разные места летнего обитания. При этом допускаем, что одно и то же летнее местообитание может использоваться животными из разных зимовочных убежищ.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 15-04-01055-а).

ОТ ФОРМЫ К ВИДУ: РОЛЬ ХРОМОСОМНЫХ ПЕРЕСТРОЕК

И.Ю. Баклушинская

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
i.bakloushinskaya@idbras.ru

Вид как таксономическая единица нередко подразделяется исследователями на несколько внутривидовых структурных единиц, таких как подвид, раса или форма. Если подвид имеет формальные требования к описанию (регулируется Международным кодексом зоологической номенклатуры), то расы и, в особенности, формы представляют собой «волюнтаристические» группировки, выделение которых, как правило, обосновано отличием по небольшому спектру признаков, чаще всего, морфологических или генетических. При анализе внутривидовой изменчивости различных групп живых организмов с привлечением большого количества генетических маркеров, оказалось возможным выявлять скрытую генетическую изменчивость (*cryptic genetic variation*), не имеющую фенотипического проявления. Постепенно приходит понимание того, что изучение видообразования не может быть ограничено лишь анализом особенностей репродуктивно активных особей. Недавно сформулирована концепция “конфликтного видообразования”, ключевым моментом которой является формирование репродуктивной изоляции как побочного продукта отбора, основным предметом которого является геном и формирующие его системы, т.е. ДНК и хромосомы (Shapiro, 2005; Maheshwari, Barbash, 2011; Crespi, Nosil, 2012; Presgraves, 2013). Перестройки хромосом изменяют структуру и пространственное положение групп сцепления, что влияет на транскрипционную активность генов и рекомбинацию. Различные эволюционные последствия, например, наличие или отсутствие потока генов между хромосомными формами, имеет вполне логичное объяснение в рамках этой концепции. Такой путь представляется равно возможным наряду с “генами видообразования”, тем более что к настоящему времени такой статус показан только для гена *Prdm9*, единственного идентифицированного у млекопитающих гена гибридной стерильности (Baudat et al., 2010; Brick et al., 2012). Единичные “гены видообразования” являются лишь иницилирующим звеном, затем, в частности, благодаря эффекту “попутного транспорта” (*hitchhiking*), сопряженные с ними мутации уменьшают поток генов, что и приводит к дивергенции. Генетический дрейф, молекулярный драйв, мейотический драйв обычно рассматриваются как стохастические процессы, в отличие от естественного отбора. Вместе с тем, случайными эти процессы назвать нельзя, они подчиняются закономерностям, связанным, в первую очередь, со структурой организации генома. Изучение этих процессов может дать ключ к пониманию механизмов возникновения неравномерности изменений генома и несоответствия фенотипической и генетической изменчивости. Возможно, именно из-за разной структуры генома у таких групп как *Mus*, *Sorex*, *Ellobius* данные по уровню дифференциации хромосомных форм и структуре гибридных зон оказываются различными. Имеющие неясный таксономический статус внутривидовые группировки особенно интересны для изучения видообразования. Таксономическая интерпретация полученных различий зависит от того, какой концепции вида придерживается исследователь.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СТРУКТУРЫ ВИДОВ И РАСПОЗНАВАНИЕ ВИДОВЫХ ГРАНИЦ

А.А. Банникова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
hylomys@mail.ru

Широкое использование в филогенетике и популяционной биологии молекулярных маркеров неизбежно привело к изменению нашего представления о степени генетического разнообразия известных таксонов и выявлению множества криптических форм, распознаваемых исключительно на молекулярно-генетическом уровне. Обострился вопрос о границах видовых форм и о соответствии генетических линий морфологическим подвидам и хромосомным расам. Умножение знаний о структуре вида обнаружило зыбкость границы между внутривидовым и межвидовым уровнем дивергенции и усложнило само понятие вида.

Среди более, чем 20 концепций вида, известных сегодня, генетическая концепция представляется одной из наиболее операциональных и, что особенно важно, служит мостиком между филогенетическим и популяционным понятием вида. Последнее выражается в применении мультивидовых коалесцентных моделей для получения филогенетических оценок в филогеографических исследованиях. В результате определение видовых границ таксонов находится в рамках как популяционно-генетического так и филогенетического анализа.

С точки зрения повышения эффективности анализа видовой структуры, в том числе, распознавания видовых границ, использование множества генных локусов позволяет строить не генные, но видовые деревья. При таком подходе минимальными операциональными единицами являются не особи и не виды, а популяции или группы популяций. В течение последних лет мультилокусные методы делимитации видов (*species delimitation methods*) стремительно развиваются (Brito, Edwards, 2009; Edwards, 2010; Yang, Rannala, 2010; Camargo et al., 2012; Fujita et al., 2012; Hey, Pinho, 2012; Carstens et al., 2013). Учет коалесценции позволяет, во-первых, получать разрешенные и высоко достоверные топологии филогенетических деревьев, а во-вторых, выявлять линии, которые рационально относить к самостоятельным видам.

При решении вопроса о том, какие генетические линии следует считать видами, часто используется единая концепция вида De Queiroz (1998; 2007: *unified species concept*), согласно которой основным критерием «видовости» является свободный обмен генами внутри себя и относительное обособление от других популяций. Однако при этом в качестве видов на выходе зачастую оказываются не «хорошие» с точки зрения традиционной систематики виды, а внутривидовые группировки. Ситуация обостряется в случае сильно структурированных видов. Приходится признать, что самодостаточных методов, которые выделяли бы виды, имея дело с сильно структурированными популяциями, пока не существует, все они очевидно завышают число таксонов, считая за виды метапопуляции.

Помимо чрезмерного дробления, тесты видо-делимитации не принимают во внимание времен дивергенции. Признавая разнообразие процессов, которые ведут к видообразованию, для проведения границы между статусом вид—не вид, мы, тем не менее, считаем крайне важным рассматривать видообразовательные события в рамках аккуратно оцененного времени с целью восстановления исторического сценария и определения факторов видообразования. Поэтому в наших работах мы рассматриваем время как один из важнейших критериев видовых границ. Наши данные показывают, что использование мультилокусных видовых деревьев и видо-делимитационных методов вкупе с аккуратной оценкой времен дивергенций помогают в решении таксономических вопросов и пополняют объективное представление о структуре видов и видообразовании.

Работа поддержана проектами РФФИ № 14-04-00037а и 15-29-02771офи-м.

КАРИОТИП КАК МАРКЕР ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПРИМЕРЕ МЫШОВОК (*RODENTIA*, *DIPEDOIDEA*, *SICISTA*) И НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕРЫХ ПОЛЕВОК (*RODENTIA*, *ARVICOLINAE*, *MICROTUS*)

М.И. Баскевич

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

mbaskevich@mail.ru

На основании анализа собственных и литературных данных по кариологии мышовок *Sicista* и некоторых видов *Microtus*, серых полевок: представителей подрода *Terricola* фауны России, обыкновенных полевок *Microtus arvalis* s. l., полевки-экономки *Microtus oeconomus* рассмотрена роль кариотипа как маркера таксономической и популяционно-генетической структуры вида у млекопитающих. Рассмотрен вопрос адекватности представлений об их внутривидовой структуре, принимаемой на основе использования традиционных признаков (особенности окраски, размерные показатели), таковым, сформировавшихся в результате применения хромосомного подхода или же указывающих на необходимость пересмотра прежних взглядов на выделение подвидов. На примере представителей *Sicista* дана сравнительная оценка роли хромосомного подхода в уточнении внутривидовой структуры политипических (*S. subtilis*, *S. betulina*, *S. concolor*) и монотипических (*S. caucasica*) видов. Изучены механизмы и возможные причины межпопуляционного и внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма у *Sicista*. Проиллюстрирована бесперспективность использования кариотипа как маркера, уточняющего таксономическую структуру исследованных видов *Microtus*. Для *M. arvalis* s. l. это обстоятельство связано с обнаружением ряда видов-двойников, в т.ч. с перекрывающимися ареалами (Мейер и др., 1969). Аналогичная ситуация наблюдается для Кавказских представителей подрода *Terricola*: видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus*. Их ранее описанные подвиды, зачастую, оказываются конгломератом видов-двойников. Две хромосомных формы *M. (T.) subterraneus* ($2n=52$, $2n=54$, $NF=60$) имеют отношение каждая к нескольким подвидам (Баскевич и др., 2007). Для политипического с голарктическим ареалом вида *M. oeconomus*, характеризующегося значительным морфологическим разнообразием (признается 19 подвидов) и кариологической стабильностью ($2n=30$) (см. Воронцов и др., 1986), изменчивость кариотипа вывлена только в изолятах из Фенноскандии ($2n=32$, 31, 30) (подвид *M. o. medius*) (Fredga et al., 1980) и на периферии основного массива ареала вида в Западной Палеарктике ($2n=31$, 30) (подвид *M. o. stimmingi*) (Баскевич и др., 1914; в печати). Следовательно ранее принимавшееся своеобразие кариотипа скандинавского подвида *M. o. medius*, связанное с полиморфизмом 8-й пары аутосом, распространяется на часть популяций подвида *M. o. stimmingi* и становится непригодным для его подвидовой характеристики на хромосомном уровне. Хромосомный полиморфизм, связанный с робертсоновской диссоциацией хромосомы № 8 у *M. oeconomus*, выявленный на краю основного массива ареала вида в Западной Палеарктике, ранее известный из изолятов в Фенноскандии при стабильности кариотипа по всему голарктическому ареалу вида поддерживает историческую гипотезу. Для объяснения полученных и обобщенных данных по географическому распространению, частоте встречаемости и механизму хромосомной перестройки в 5-й паре аутосом в популяциях *M. arvalis* формы *obscurus* в Восточной Европе привлечены несколько гипотез (гипотеза рефугиумов, расселения и гипотеза геномной нестабильности на периферии ареала вида). Обзор данных показывает, что в некоторых случаях хромосомный полиморфизм у *M. arvalis* s. l. определяется гибридизацией 46-хромосомных форм, указывая на незавершенность процесса видообразования.

СТРУКТУРА ВИДА У ПОЛЕВОК ПОДРОДА *TERRICOLA* (RODENTIA, ARVICOLINAE, *MICROTUS*) ФАУНЫ РОССИИ В СВЕТЕ КАРИОЛОГИЧЕСКИХ, МОЛЕКУЛЯРНЫХ И КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

**М.И. Баскевич¹, С.Г. Потапов¹, Т.А. Миронова¹, Л.А. Хляп¹, Н.М. Окулова¹,
Е.А. Шварц², С.Ф. Сапельников³, Е.М. Литвинова⁴, В.М. Малыгин⁴,
Е.Ю. Крысанов¹, У.М. Ашибоков, М.П. Григорьев⁵**

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Севрцова РАН

²Российское отделение WWF

³Воронежский государственный заповедник

⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

⁵Ставропольский противочумный институт

mbaskevich@mail.ru

Проблемы внутривидовой структуры полевок подрода *Terricola* фауны России рассмотрены на основе хромосомных (рутинная, G-, C-окраска хромосом), молекулярных (секвенирование гена *cytb*) и краниологических подходов. Представлены и анализируются результаты кариотипирования анонимной выборки *Terricola* (n=122) из 16-ти пунктов Кавказа от Краснодарского края до Северной Осетии, из изолированного лесного о-ва (г. Стрижамент) в Ставрополье и из 5-ти локалитетов (Воронежская, Брянская, Тверская, Калужская, Новгородская обл.) на Русской равнине. В изученной анонимной выборке с Кавказа выявлены две кариоморфы: с 2n=54, NF=60 (n=27) и с 2n=54, NF=58 (n=72), относящиеся соответственно к видам-двойникам *T. majori* и *T. daghestanicus*. Последняя представляет собой одну из известных 11-ти хромосомных форм, обитающих в субальпийском поясе Большого и Малого Кавказа. Как для горных, так и предгорных популяций *T. majori* показана стабильность кариотипа. Установлено, что длительная географическая изоляция (голоцен) популяции *T. majori* на лесном о-ве г. Стрижамент в Ставрополье (n=10) не привела к возникновению хромосомных отличий между кавказскими и предкавказскими популяциями вида, что противоречит данным филогеографии (получены на меньшем материале), основанным на сиквенс-анализе гена *cytb*. Согласно последним изученная нами с помощью секвенирования гена *cytb* выборка с г. Стрижамент образует отдельный подкластер среди исследованных представителей *T. majori* (уровень ее дивергенции составляет 3.24%). На дендрограмме генетического сходства с высоким уровнем bootstrap поддержки в составе *T. majori* кроме предкавказского также выделяются западно-кавказский и центрально-кавказский кластеры, хотя положение некоторых образцов указывает на высокий уровень обмена между горными группировками *T. majori*. В целом, согласно данным по изменчивости гена *cytb* у обоих изученных криптических видов кустарниковых полевок Кавказа, выявленные внутривидовые группировки коррелируют с локализацией мест сбора. Так, отмеченные среди образцов *M. (T.) daghestanicus* два кластера (западно-кавказский и центрально-кавказский) разделяются с высоким уровнем bootstrap поддержки (средние групповые генетические дистанции между ними составили величину равную 4.08%). На Русской равнине в Брянской, (n=2), Тверской (n=1), Новгородской (n=3) и Калужской (n=4) областях нами выявлены 54-хромосомная, а в Воронежской обл. (n=3) – 52-хромосомная формы *M. (T.) subterraneus*. Полученные данные уточняют представления о географическом распространении двух различающихся одной робертсоновской транслокацией хромосомных форм *M. (T.) subterraneus* в Восточной Европе и позволяют высказать предположение о том, что дивергенция кариотипов подземной полевки по числу хромосом (PT), по-видимому, связана с ледниковым разрывом. Молекулярные данные (*cytb*) и многомерный статистический анализ одонтологических признаков указывают на внутривидовой уровень различий между двумя хромосомными формами *M. (T.) subterraneus*.

СТРУКТУРА ВИДА У МЫШОВОК ГРУППЫ *BETULINA* (RODENTIA, DIPODOIDEA, *SICISTA*) ФАУНЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В СВЕТЕ ХРОМОСОМНЫХ, МОЛЕКУЛЯРНЫХ И КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ДАННЫХ

М.И. Баскевич¹, С.Г. Потапов¹, Н. М. Окулова¹, Л.А. Хляп¹, М.Л. Опарин¹,
Е.А.Шварц², С.Ф. Сапельников³, В.М. Малыгин⁴, Е.В. Черепанова¹, В.В. Стахеев⁵

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Севрцова РАН

²Российское отделение WWF

³Воронежский государственный заповедник

⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

⁵Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону

mbaskevich@mail.ru

В фауне Восточной Европы (на Русской равнине и Кавказе) в настоящее время признают 2 вида-двойника мышовок *Sicista* группы *betulina* (*S. betulina* и *S. strandi*) (Соколов и др., 1989). *S. betulina* характеризуется евразийским ареалом, *S. strandi* обитает на юго-востоке Русской равнины и Северном Кавказе. Нами изучена с помощью хромосомных (рутинная окраска хромосом, G-, C-banding), молекулярных (сиквенс-анализ мтх гена *cytb*) и краниометрических подходов выборка *Sicista* группы *betulina* из Восточной Европы (Новгородская, Тверская, Московская, Курская, Саратовская, Ростовская обл., Ставропольский край), а также с Северного Кавказа (Кабардино-Балкария, Северная Осетия). Все особи, за исключением таковых из Ростовской обл. были кариотипированы (видовая принадлежность последних */S. strandi/* уточнена с помощью молекулярных и краниометрических маркеров). Подтверждена принадлежность особей из Новгородской, Тверской и Московской обл. к 32-хромосомной *S. betulina*, а зверьков из Курской, Саратовской обл., Ставропольского края и Северного Кавказа – к 44-хромосомной *S. strandi*. Уточнена степень хромосомной дифференциации (G-banding) между *S. betulina* и *S. strandi*. Получены приоритетные хромосомные (C-banding) данные, указывающие на дифференциацию между южными (Кавказ, Предкавказье) и северными (Курская, Саратовская обл.) популяциями *S. strandi* ($2n=44$). В краниометрических исследованиях кариологически датированного материала по мышовке Штранда использовано 48 черепов (от каждого черепа взято по 26 промеров). По метрическим признакам черепа и индексам черепов выделены следующие географические группировки *S. strandi*: кавказская (выборка из Кабардино-Балкарии и Северной Осетии), предкавказская (включает выборки из Ставропольского края и Ростовской обл.) и северная (включает выборки из Курской и Саратовской областей). Выделенные географические группировки *S. strandi* сравниваются по комплексу абсолютных промеров черепа с помощью кластерного анализа [использовали метод одной связи, дистанции связи оценивали по евклидовым расстояниям]. Полученные результаты указывают, что более тесно связаны друг с другом кавказская и предкавказская группы, тогда как северная группа наиболее удалена. Впервые изучена кластеризация группы *betulina* по молекулярным (*cytb*) результатам. По молекулярным данным пока не отмечено четкого разделения между северными и южными популяциями *S. strandi*, что может указывать на высокий уровень генетического обмена между ними. Особый интерес по нашим приоритетным молекулярным данным (*cytb*) представила выборка *S. betulina* из Новгородской обл. (Валдай), уровень дифференциации которой от других выборок из Восточной Европы составил величину, превышающую 8% (уровень различий (*cytb*) между видами-двойниками мышовок группы *betulina* составляет порядка 10%). Полученные молекулярные данные могут служить аргументом в пользу существования рефугиума лесной растительности в области Скандинавского щита, откуда могло происходить заселение Валдайской возвышенности предками вида.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ БЕЛКИ ОБЫКНОВЕННОЙ, *SCIURUS VULGARIS* L., ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ

М.М. Белоконов¹, С.Ю. Билоконов², И.В. Дикий², Е.С. Захаров^{3,4}, Ю.С. Белоконов¹,
Д.В. Политов¹, Л.Н. Владимиров⁴, Л.П. Корякина⁴

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

²Львовский национальный университет им. И.Я. Франко

³Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

⁴Якутская государственная сельскохозяйственная академия, Якутск

mmbelokon@mail.ru

Изучена генетическая изменчивость обыкновенной белки, *Sciurus vulgaris* L., из трех популяций Якутии, одной популяции из Архангельской области и двух западноукраинских популяций по 12 ядерным микросателлитным локусам. Все локусы оказались полиморфными с количеством аллелей от трех до 16. Среднее число аллелей на локус составило 6,3 ($\pm 0,5$) для архангельской и якутских популяций, и 5,8 ($\pm 0,4$) для западноукраинских популяций. Средняя наблюдаемая гетерозиготность $H_O=0,746$ ($\pm 0,020$) и средняя ожидаемая гетерозиготность $H_E=0,715$ ($\pm 0,017$) указывают на высокое генетическое разнообразие якутских белок. В Архангельской области и на Западе Украины средние гетерозиготности в исследованных популяциях оказались несколько ниже – $H_O=0,683$ ($\pm 0,045$), $H_E=0,691$ ($\pm 0,030$), и $H_O=0,624$ ($\pm 0,024$), $H_E=0,682$ ($\pm 0,019$), соответственно. Значение индекса фиксации $F=-0,048$ ($\pm 0,022$) показывает отсутствие дефицита гетерозигот в якутских популяциях. В популяции из Архангельской области индекс фиксации был близок к равновесному ($F=0,014 \pm 0,041$), а в западноукраинских оказался выше ($F=0,078 \pm 0,033$), что может свидетельствовать об определенной доле инбридинга. Близкие к равновесным соотношения генотипов и высокий уровень наблюдаемой гетерозиготности свидетельствуют о том, что якутские белки не испытывали значительных сокращений численности. В то время как популяции белки Прикарпатья и Карпат были, по-видимому, подвержены спадам численности и влиянию фрагментации среды обитания.

Доля межгрупповой изменчивости по виду (F_{ST}) составила 0,064 ($\pm 0,014$). Минимальная дифференциация наблюдалась между двумя популяциями восточной части Якутии, $F_{ST}=0,013$, а также географически близкими популяциями Прикарпатья и Карпат, представленными различными цветовыми формами, $F_{ST}=0,018$. Максимально дифференцированы популяции из различных регионов (F_{ST} в пределах 0,028–0,043 между архангельской и якутскими популяциями, 0,055–0,062 между архангельской и западноукраинскими популяциями, и 0,035–0,063 между якутскими и западноукраинскими популяциями).

Полученные данные свидетельствуют о том, что распределение генетической изменчивости на ареале *Sciurus vulgaris* в основном соответствует модели изоляции расстоянием. Выделение цветовых форм, обитающих на смежных не изолированных территориях, в отдельные подвиды во многих случаях не обоснованно генетически. Изменчивость окраски меха зависит от фона окружающей среды и, по-видимому, связана с жестким отбором со стороны хищников. Особенно ярким примером этому могут служить черные белки из Карпат, обитающие в зоне темнохвойной тайги и буковых лесов, и рыжие белки из Прикарпатья, которые населяют смешанные леса с преобладанием сосны обыкновенной. Высокая вариабельность окраса якутских белок также обусловлена разнообразием типов леса в регионе.

Работа выполнена при поддержке подпрограммы «Динамика и сохранение генофондов» программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития»

ВЫСОКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* У ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ *ELLOBIUS TALPINUS*

А.С. Богданов¹, А.Е. Зыков², И.Ю. Баклушинская¹

¹ ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

² Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
bogdalst@yahoo.com

Обыкновенная слепушонка *Ellobius talpinus* имеет широкое распространение: от Крыма до Алтайского края, и от южных районов Челябинской обл. до предгорий Копетдага. Несмотря на это, вид характеризуется стабильным кариотипом $2n=NF=54$ (в отличие от своего вида-двойника восточной слепушонки *E. tancrei*), а также слабым морфологическим полиморфизмом – один из наиболее обоснованных вариантов подвидовой системы *E. talpinus* включает всего 4 близких подвида (Огнёв, 1950; Якименко, 1984; Громов, Ербаева, 1995). Очевидно, что исследование изменчивости и дифференциации обыкновенной слепушонки требует использования более «чувствительных» признаков, прежде всего – молекулярно-генетических. Цель данной работы – предварительный анализ дифференциации *E. talpinus* по гену цитохрома *b* (*cyt b*) мтДНК.

Нами исследованы образцы ДНК от обыкновенных слепушонок из Бахчисарайского р-на Крыма (3 экз.), Волгоградской обл., с правого берега р. Медведица вблизи её устья (3 экз.), из Заволжья, с горы Большое Богдо в Астраханской обл. (1 экз.), из Беляевского р-на Оренбургской обл. (3 экз.), Таврического и Черлакского р-нов Омской обл. (по 2 экз.), Татарского р-на Новосибирской обл. (1 экз.) и Лебапского велаята Туркменистана (1 экз.). В качестве аутгруппы в анализ включены 2 особи *E. tancrei*. Длина исследованной последовательности – полного гена *cyt b* и фланкирующего его участка гена *tRNA-Thr* – составила 1170 п.н.

Митотипы *E. talpinus* распределились на ML-дендрограмме в 4 отчётливых кластера с высокой бутстреп-поддержкой (93–100%): первый (I) объединяет обыкновенных слепушонок из Крыма, второй (II) – особей из Волгоградской обл., третий (III) – экземпляров из Туркменистана и Астраханской, Оренбургской обл., а также Таврического р-на Омской обл. (с левобережья Иртыша), четвёртый (IV) – слепушонок правобережья Иртыша. Данные кластеры оказались достаточно удалёнными друг от друга: средние значения генетических дистанций (*D*, модель TN93+G) между ними варьируют в пределах 0.021–0.051. В наибольшей степени отличаются популяционные группировки I и III, а менее всего – обитающие к западу и к востоку от Иртыша (III и IV). *E. tancrei* удалён от популяционных группировок *E. talpinus* в полтора-два раза больше ($D=0.077-0.084$), чем последние друг от друга; это указывает на единство вида *E. talpinus*, несмотря на его высокую дифференциацию по гену *cyt b*. Последняя возникла, видимо, в результате долгой изоляции популяционных группировок обыкновенной слепушонки географическими барьерами, в частности – крупными реками, полностью разделяющими ареал вида в меридиональном направлении (Волга, Иртыш). Преимущественно подземный образ жизни слепушонок весьма усложняет преодоление преград. К тому же, обыкновенные слепушонки живут семейными группами, в которых обычно размножается одна самка (Евдокимов, 2013). При такой социальной структуре процесс закрепления мутаций в разобщённых популяциях может быть ускорен.

Состав и распространение внутривидовых группировок *E. talpinus*, выявленных при анализе гена *cyt b*, расходятся с подвидовой системой: подвид *E. t. talpinus* является фактически «сборным» таксоном, включающим популяции трёх генетически дискретных форм (II, III и IV); в то же время, форма III занимает территорию, где были отмечены три подвида (*E. t. talpinus*, *E. t. rufescens* и *E. t. transcaspiae*).

ФАКТОРЫ АДАПТАЦИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ АКТИВНОСТИ САМОК МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ. УЧАСТИЕ В РАЗМНОЖЕНИИ: ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПАРАМЕТРЫ

Д. А. Боков¹, Л. Л. Дёмина², М. П. Обидченко¹, Н. Н. Шевлюк¹

¹ Оренбургский государственный медицинский университет

² Оренбургский государственный педагогический университет

cells-tissue.bokov2012@yandex.ru

Складывание функционально-репродуктивной структуры элементарной популяции в цирканнуалитете её динамики контролируется имманентными факторами вовлечения зверьков в размножение: уровнем лабильности, направлением адаптации, необходимым потенцированием активных механизмов реализации таких конкретных (специальных) условий регуляции популяционных процессов.

У малой лесной мыши (*Sylvaeomus uralensis Pallas, 1811*) эффективное накопление долей самок никогда не размножавшихся, прохолостовавшихся, беременных в данный момент, не беременных, но с плацентарными пятнами в пределах приспособительного диапазона структуры распределения не зависит от степени пессимизации средовых условий и характеризуется поддержанием относительного количества самок, принимающих участие в размножении, на сравнительно постоянном уровне. Кроме того, сохраняются уровни потенциальной и фактической плодовитости.

Протекция функционально-репродуктивной структуры элементарной популяции определена возрастно-онтогенетической трансформацией группировки. При этом, для элементарной популяции показана её сложная дифференцированность по составу самок, у которых по-разному происходит процесс становления и реализации репродуктивного потенциала.

Важнейшими факторами, обуславливающими приспособительную подвижность популяционных процессов вовлечения зверьков в размножение, являются условия гисто- и органогенеза яичников, динамики фолликулогенеза, становления взаимоотношений в системе гипоталамус-гипофиз-гонады.

В частности, в техногенно изменённых местообитаниях, при низкой плотности группировки, в составе самок с массой тела менее 10 г увеличивается доля зверьков с гиперплазией яичников (интенсивное вступление фолликулов в большой рост и достижение стадии графовых пузырьков; признаки гормональной активности текальных эндокриноцитов; увеличение массы органа до величины 20% от массы яичников половозрелых самок). В функционально-репродуктивной группе беременных самок на неблагоприятных территориях повышена вероятность обнаружения зверьков с овуляцией (истончение оболочек графова пузырька и образование стигмы, свободное парение яйцеклетки, окружённой лучистым венцом, парафолликулярный отёк и усиление перфузии региона данного ово-соматического гистиона: переполнение кровью сосудов микроциркуляции и их расширение). Данный феномен – морфологический критерий суперфетации – явления интенсификации репродуктивной активности.

На экологически благоприятных территориях у самок с массой тела менее 10 г наблюдается либо гипоплазия (эмбриотипия) яичников (половые шнуры и пфлюгеровские шары, сохранение овогонияльного синцития и митотическая активность овогоний, трансформация интраовариальной сети и формирование первичных фолликулов); либо развитие в корковом веществе интерстициальных желёз (лютеинизация эпителиоцитов гранулёзы и клеток теки) (при далеко зашедшей органоидифференцировке яичника), гормональные факторы которых по механизму отрицательной обратной связи угнетают секрецию гонадолиберринов и гонадотропинов (фолликулстимулирующий и лютеинизирующий гормоны). Данные процессы ограничивают вступление самок в размножение и определяют позднее наступление первой овуляции при высокой плотности элементарной популяции.

Работа поддержана грантом Правительства Оренбургской области (Постановление № 465-п от 17.06.2015 г.).

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS* SCHREB.) НА ТЕРРИТОРИИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

А.Ю. Болотин, А.Н. Хайсарова, С.В. Титов
Пензенский государственный университет
sum_rock@mail.ru

Для изучения особенностей генетической структуры популяций рыжей полевки были проанализированы 8 популяций этого вида, расположенных в пределах Приволжской возвышенности на различных ее геоморфологических участках. Западный макросклон – с. Березовка и с. Островцы, Кольшлейский р-н; с. Леонидовка, Пензенский р-н Пензенская обл.; с. Коноплянка, Инзенский р-н, с. Полянки, Сурский р-н, Ульяновская область. Плато возвышенности – р.п. Майна, Майнский р-н, с. Заречное, Барышский р-н, с. Бестужевка, Барышский р-н, Ульяновская область.

Для анализа использовали два генетических маркера: ISSR-фрагменты, полученные в ходе PCR-анализа с использованием прогучных праймеров ISSR36 – (AG)₈YT и ISSR6 – (ACC)₆G, а также микросателлитные фрагменты, полученных с использованием праймерных систем EU285408Mm D/R (GGAA-повтор), EU285402Mm D/R (CAT-повтор), EU285407Mm D/R (CAG-повтор), разработанных для домашней мыши. Полученные генетические данные были обработаны при помощи программы *GenAlEx 6.5* (анализ по наличию или отсутствию ISSR-фрагментов с кодировкой локусов по системе 1/0) и *Arlequin ver. 3.5* (частотный анализ аллелей микросателлитных повторов).

Анализ электрофоретических спектров ISSR-фрагментов показал, что популяции западного макросклона характеризуются большим полиморфизмом локусов ($54.8 \pm 7.3\%$) и более высокими значениями показателей генетического разнообразия (0.257 ± 0.044) и индекса Шеннона (0.325 ± 0.057) по сравнению с популяциями с плато возвышенности ($36.0 \pm 10.1\%$, 0.162 ± 0.047 , 0.200 ± 0.059 , соответственно) ($p > 0.183$). Кроме того, генетические дистанции достоверно ($p = 0.029$) больше в парах сравнения популяций из двух выделенных геоморфологических участков (0.488 ± 0.048), по сравнению с дистанциями между популяциями в пределах этих участков (0.327 ± 0.042).

В ходе анализа изменчивости микросателлитной ДНК по трем праймерным системам были получены следующие результаты: 1) несоответствие почти во всех популяциях (5 из 6) значений ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности и довольно высокий индекс аллельных «потерь» на локус (G-W) – 0.802; 2) достоверно ($p = 0.052$) большие генетические дистанции (дм²) между популяциями из двух выделенных геоморфологических участков (9.073 ± 1.601), по сравнению с дистанциями между популяциями в пределах отдельных геоморфологических участков (4.410 ± 1.120). Последняя особенность указывает на более долгую по времени дивергенцию популяций с разных геоморфологических участков возвышенности в сравнении со временем расхождения популяций внутри геоморфологических групп.

Таким образом, популяции рыжей полевки, локализованные на западном макросклоне Приволжской возвышенности, отличаются от популяций плато и характеризуются большим генетическим разнообразием. На наш взгляд, это связано с более широким спектром условий обитания и большей фрагментацией среды макросклона. Отмеченное несоответствие ожидаемых и наблюдаемых генетических показателей свидетельствует о нестабильном состоянии популяций, связанном с действием на них сильного антропогенного пресса.

Исследования выполнены в рамках государственного задания ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2014–2016 год (проект 1315).

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У КОСАТКИ

Е.А. Борисова¹, О.А. Филатова¹, О.В. Шпак², И.Г. Мешерский²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН
amiaki@rambler.ru

Вплоть до последней четверти XX в. косатку (*Orcinus orca*) рассматривали в качестве единого вида. Однако в 1970-х годах в водах тихоокеанского побережья Канады были описаны два экологических типа косаток – рыбадный и плотоядный (Ford, 2002). Эти экотипы отличаются морфологией, поведением, социальной структурой, а последующие генетические исследования показали и репродуктивную изоляцию между ними. В дальнейшем различные экоморфы косаток были описаны и в других регионах Мирового океана (Pitman and Ensor, 2003; Foote et al., 2009; Pitman et al., 2011).

Анализ полной последовательности митохондриальной ДНК косаток со всего мира показал, что они делятся на три филогруппы. Наиболее дивергированной ветвью оказались тихоокеанские плотоядные косатки. Вторая филогруппа представлена тремя экотипами антарктических косаток, а третья – тихоокеанскими рыбадными и атлантическими. На основе объединения данных о генетических и экологических различиях между исследованными экотипами авторами было предложено выделить некоторые из них в отдельные подвиды или даже виды (Morin et al., 2010).

В тихоокеанских водах Дальнего Востока России систематические исследования косаток начались в 2000 г. В ходе этих работ были обнаружены особи, внешне и по поведению соответствующие косаткам рыбадного и плотоядного экотипов северо-восточной части Тихого океана. Чтобы проверить, действительно ли в российских водах существует разделение на репродуктивно изолированные типы, мы провели генетический анализ образцов ткани 100 особей из различных районов дальневосточных морей от севера Камчатки до западной части Охотского моря. По аллельному составу микросателлитной яДНК все пробы разделились на два четко разграниченных кластера. Первый кластер включал 47 косаток с восточного побережья Камчатки, 11 особей с Командорских островов и семь – из акватории Северных Курил. Второй кластер составили пять особей с восточного побережья Камчатки, две - с Командорских островов, и все косатки (28 особей) из западной части Охотского моря. По ряду признаков косатки первого кластера соответствовали рыбаданному, а второго – плотоядному типу. Последовательность контрольного региона митохондриальной ДНК у всех особей первого кластера была одинакова и соответствовала гаплотипу, описанному для тихоокеанских рыбадных косаток. У особей второго кластера было выявлено три гаплотипа, из них два были также описаны для плотоядных косаток северной части Тихого океана, а один обнаружен нами впервые.

Уровень различий в частотах встречаемости аллелей между особями двух этих кластеров характеризуется высокой статистической значимостью: $F_{st}=0.23673$ ($p<0.00001$), что свидетельствует о существовании между ними репродуктивной изоляции. Это подтверждает и наличие специфичных аллелей у каждого из типов. За все время исследований мы ни разу не отмечали социального взаимодействия между рыбадными и плотоядными косатками. Наличие достоверных генетических, экологических и фенотипических различий между экотипами поднимает вопрос о систематическом статусе косатки в российских водах (Филатова и др., 2014). На основании наших данных можно утверждать, что косатка дальневосточных морей России представлена двумя таксонами ранга подвида или даже вида, изначальная дивергенция между которыми основана на экологических различиях, повлекших за собой различия в поведении, социальной структуре и внешнем облике.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ, *SOREX ARANEUS* L. (MAMMALIA) НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛАРУСИ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Ю.М. Борисов¹, Е.В. Черепанова¹, И.А. Кришук², Е.С. Гайдученко²

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

²Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам

borisov2693@gmail.com; el-cherepanova.11@yandex.ru;

ikryshchuk@yandex.by; a-posteriori@yandex.ru

Для популяций обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus*, относящихся к четырем хромосомным расам: Віаіовіеіа (диагностические хромосомы - *gr, hn, ik, mp, o, q*), Западная Двина (*gm, hk, ip, no, qr*), Нерусса (*go, hi, kr, mn, pq*) и Киев (*gm, hi, ko, n, p, q, r*), в бассейне верхнего Днепра и Припяти характерен полиморфизм по робертсоновским транслокациям хромосом и высокая частота акроцентриков. Показано, что полиморфизм обусловлен гибридизацией вышеперечисленных метацентрических рас с расой, в кариотипе которой все 10 пар диагностических хромосом представлены акроцентриками (*g, h, i, k, m, n, o, p, q, r*) (Орлов, Борисов, 2009; Borisov et al., 2010, 2014). Такой кариотип, считающийся исходным в эволюции обыкновенной бурозубки, характерен только для двух хромосомных рас (Cordon и Pelieter), обитающих на периферии ареала вида, в горных изолятах Альп и Балкан (Hausser et al. 1991; Macholan et al. 1994). В полиморфных популяциях *S. araneus* Западной Европы такой кариотип не был выявлен. Акроцентрический кариотип впервые был обнаружен в конечных клинах полиморфных популяций хромосомных рас Віаіовіеіа (*hn, ik*), Западная Двина (*hk*) и Киев (*hi, ko*) *S. araneus* Беларуси.

В результате наших исследований клинальная изменчивость метацентриков обнаружена в популяциях всех четырех хромосомных рас, проникающих в междуречье Днепра и Припяти. Выявлено, что расстояние распространения разных метацентриков неодинаково. Полиморфные популяции, занимающие конкретные территории и отличающиеся от исходных рас Віаіовіеіа, Западная Двина, Нерусса и Киев отсутствием отдельных метацентриков (*gr* и *mp*; *ip*; *go* и *pq*; и *gm*, соответственно) могут быть описаны как отдельные хромосомные расы: раса Октябрьский (*g, h/n, i/k, m, o, p, q, r*), раса Борисов (*g/m, h/k, i, n/o, p, qr*), раса Гомель (*g, h/i, k/r, m/n, o, p, q*) и раса Светлогорск (*g, h/i, k/o, m, n, p, q, r*). Название расы дается по населенному пункту, вблизи которого был впервые выявлен кариотип новой расы.

Подобная клинальная изменчивость могла возникнуть в результате контакта между ранее изолированными популяциями (Орлов, Борисов, 2009; Borisov et al., 2010). Вероятно, автохтонная хромосомная раса с акроцентрическим кариотипом, существовавшая ранее в междуречье Днепра и Припяти, в плейстоцене была изолирована от метацентрических рас сухими степными районами. В конце плейстоцена – начале голоцена, при потеплении и восстановлении единого ареала обыкновенной бурозубки, метацентрические расы вступили в контакт с акроцентрической расой. Гибридизация между автохтонной акроцентрической расой и метацентрическими расами, проникающими на эту территорию в послеледниковье, привела к исчезновению акроцентрической расы и формированию новых рас *S. araneus*.

О КАРИОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ КРЫМА (ARVICOLINAE, RODENTIA)

Н.Ш. Булатова¹, С.В. Павлова¹, Ю.М. Ковальская¹, С.А. Романенко²

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

²Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН

ninbul@mail.ru

Спустя столетие после исследований С.И. Огнева, командированного в 1913 году Зоологическим музеем Императорской Академии Наук для изучения фауны Крыма, благодаря изолированности и островному характеру своему Крым остается регионом многообещающих зоологических возможностей. Специфику таксономическому составу млекопитающих Крыма придает не столько отсутствие некоторых видов, характерных для соседних стран (например, крот или, как до сих пор считалось, обыкновенная бурозубка), сколько присутствие экзотических внутривидовых форм, определяемых по классическим морфологическим критериям как подвиды. К систематическому анализу биоразнообразия на уровне генома еще только предстоит приступить. Из видов, принадлежащих к самым обычным и довольно многочисленным на полуострове и в прилегающей части континента, обыкновенная полевка была первым кариологически изученным в Крыму таксоном в связи с проблемой видов-двойников в группе *Microtus arvalis*, которая уже почти полвека служит в териологии моделью нового, генетического направления. Согласно данным ряда независимых исследований, обыкновенная полевка Крыма, вид степи и предгорий, по кариотипу (диплоидное число $2N=46$ и основное число плеч хромосом $FN=72$) и митотипу (ген цитохрома b митохондриального генома) принадлежит к геномной линии *obscurus* надвида *Microtus arvalis* Pallas, 1778.

Видовой статус *M. obscurus* в последнее время все чаще обсуждается в работах молекулярно-генетического направления. Известные уже характеристики можно дополнить полученными нами новыми данными по кариотипу. В частности, применение дифференциальной С-окраски указывает на специфику кариотипа крымских *obscurus* (данные из Бахчисарайского и Белогорского р-нов 1998–1999 г.г. и окр. Судака 2013 г.) по половой Y-хромосоме самцов, которая является акроцентрической и очень крупной в сравнении с кариологически сходными по цитотипу *obscurus* полевыми из других частей ареала в восточных областях Европы, западных Азии и в Закавказье. По величине Y-хромосомы ближе всего оказываются между собой кариотипы полевок Крыма и Кавказа (Грузии). При молекулярно-цитогенетическом изучении крымские экземпляры показывают паттерн локализации маркеров теломерной ДНК и рибосомальной ДНК, общий для представителей генома *obscurus* из разных частей обширного географического ареала (центр России, Армения). Новые данные указывают на генетическую обособленность крымских полевок от континентальных популяций западного Причерноморья (кариотип *arvalis* в окрестностях Одессы и Кишинева – $2N=46$, $FN=84$) и дают дополнительные аргументы в поддержку крымского эндемика, гептнеровского подвида *iphigenia*, с сопутствующим уточнением видовой принадлежности его к *M. obscurus*. Исследование поддержано РФФИ (15-04-03801).

ГРАНИЦЫ ВИДА И ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЗОНЕ КОНТАКТА ТРЕХ ЦИТОТИПОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (ГРУППА *MICROTUS ARVALIS*) НА РУССКОЙ РАВНИНЕ

Н.Ш. Булатова¹, Л.А. Лавренченко¹, С.В. Павлова¹, А.Р. Громов¹, Д.С. Костин¹,
С.Г. Потапов¹, Ф.Н. Голенищев²

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

²Зоологический институт РАН

ninbul@mail.ru

Два вида-двойника обыкновенных полевков могут быть идентифицированы по кариотипу в российской части ареала группы *Microtus arvalis* – *M. arvalis* (MAR) и *M. rossiaemeridionalis* (MRO), и обсуждается реальность еще одного 46-хромосомного криптического вида, *M. obscurus* (MOB). Две 46-хромосомные кариоформы, принимаемые ныне как генетические виды (MAR и MOB), встречаются в зоне парапатрического контакта, известной с 1997 г. во Владимирской области, и гибридизируют. В течение почти двух десятилетий проводился мониторинг естественной гибридной зоны в окрестностях Коврова, в первую очередь, по цитогенетическим, затем и по молекулярно-генетическим характеристикам. Гибридная зона между MAR и MOB узкая и обнаруживает широкий спектр гибридных хромосомных комбинаций при постоянном диплоидном числе $2N=46$, за счет не-Робертсоновских внутривхромосомных перестроек типа центромерный шифт. Зона гибридизации, определяемая по кариотипу, соответствует зоне контакта двух линий митохондриального генома, *arvalis* и *obscurus*, географически замещающих друг друга на востоке Европы. Показано, что, в сравнении с митотипами, анализ индивидуальных кариотипов дает возможность более точной топографии и, соответственно, демаркации границ парапатрических альтернативных форм в гибридной зоне. Выявлены как предсказуемые (кариотип и локализация гибридов F1), так и неожиданные цитогенетические стороны гибридной зоны, такие как широкий спектр сочетаний элементов MAR и MOB генома у рекомбинантов, данные об ограничении интрогрессии варьирующей в популяциях MOB 5-й пары и нарушениях мейоза в потомстве F1 46-хромосомных гибридов. По кариотипу также выявлены случайные гибриды F1, идентифицированные в Ковровской зоне контакта для симпатричных видов-двойников с разным диплоидным числом, впервые для случая MAR ($2N=46$) и MRO ($2N=54$). Цитогенетические и геномные характеристики популяций обыкновенных полевков в зоне контакта характеризуют эту группу как новую природную модель для генетического изучения процессов формообразования при сохранении потока генов в условиях не-робертсоновской кариотипической изменчивости, мало изученной в сравнении с робертсоновским полиморфизмом у млекопитающих – основных объектов международного исследования гибридных зон на Европейском континенте, таких как домовая мышь и обыкновенная бурозубка. Поддержка грантов РФФИ (№ № 12-04-01283, 14-04-0075, 15-04-03801) и программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (подпрограмма “Динамика и сохранение генофондов”).

МИКРОСИСТЕМАТИКА ЖИВОТНЫХ В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ

М.В. Винарский

Омский государственный педагогический университет

radix.vinarski@gmail.com

В истории биологической систематики прослеживается волнообразный паттерн развития концепций, в котором противоположные по «фазе» подходы ритмично сменяют друг друга (эпохи дробления видов сменяются «модой» на их укрупнение и т.п.). В развитии микросистематики (систематики на внутривидовом уровне) животных можно различить не менее четырех последовательных этапов.

1. Начальный (линнеевский) этап. Концептуальные основы микросистематики только намечаются, в теоретических трудах (прежде всего «Философии ботаники», 1751) Линней принимает единственную субвидовую категорию – «разновидность» (*varietas*), однако, классифицируя животных, практически её не применяет (исключение – *Homo sapiens*, некоторые домашние животные – свинья, собака). К концу XVIII в. зоологи уже довольно уверенно используют категорию *varietas*, хотя её смысл и содержание остаются весьма неупорядоченными. В то же время зарождается категория подвида.

2. Классический этап (XIX – начало XX вв.). Тщательные морфологические и биометрические исследования (например, Heincke, 1898) выявляют сложную структуру вида в географическом и экологическом пространстве. Происходит резкое умножение числа субвидовых категорий. К известным ранее *varietas* и *subspecies* добавляются локальные и экологические расы, племена (*natio*), морфы и даже категории, отражающие единичные отклонения от видового типа (*aberratio*, *monstrositas*). Предпринимаются попытки упорядочения этого многообразия в виде иерархической системы категорий, основанной на эксплицитных критериях (в России – Семенов-Тян-Шанский, 1910; Бианки, 1916, Берг, 1916).

3. Синтетический (неклассический) этап (середина – вторая половина XX в.). В рамках синтетической теории эволюции восторжествовало популяционное мышление. Популяция стала рассматриваться как элементарная единица эволюции, а факт морфологических различий между популяциями превратился в трюизм. В соответствии с представлением Дарвина о разновидности как «зарождающемся виде» и с крайне популярной моделью географического видообразования (Mayr, 1942), единственно значимой субвидовой категорией, имеющей эволюционное содержание, был признан подвид. Общепринятая отныне схема «вид и его подвиды» была закреплена в Международном кодексе зоологической номенклатуры, который более не регламентирует вопросы, связанные с номенклатурой субвидовых таксонов.

4. Постнеклассический этап (конец XX в. и поныне). Связан с «молекулярной революцией» в систематике, которая показала, во-первых, неполное соответствие между системами (и филогениями) построенными на базе морфологических и генетических данных, а во-вторых, выявила скрытое разнообразие в составе многих широко распространенных видов, где были найдены криптические виды, а также – в рамках филогеографических исследований – морфологически неразличимые филогруппы, дивергенция которых не достигла ещё видового уровня. С другой стороны, некоторые морфологически хорошо обособленные группировки не были подтверждены генетически. Итак, структура вида оказалась сложнее, чем это описывается схемой «популяция – подвид – вид». De facto, это привело к расширению числа субвидовых категорий, которыми оперирует современный систематик, хотя таксономический смысл таких понятий, как филогруппа и морфотип, нуждается в уточнении.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 14-04-01236).

НОВЫЕ НАХОДКИ СЕРЫХ ПОЛЕВОК РОДА *ALEXANDROMYS* В ЗАБАЙКАЛЬЕ

Ф.Н. Голенищев¹, Л.Л. Войта¹, Н.И. Абрамсон¹, И.В. Моролдоев², И.В. Картавцева³

¹Зоологический институт РАН

²Институт общей и экспериментально биологии СО РАН

³Биолого-почвенный институт ДО РАН

f_gol@mail.ru

Серые полевки рода *Alexandromys* Ognev, 1914 широко распространены от Западной Европы на западе до Аляски и Канады на востоке. В полевые сезоны 2011, 2013, 2014 гг. в Бурятии были отловлены серые полевки рода *Alexandromys*, предварительно определенные как *A. maximowiczii*. В дальнейшем по кариологическим данным и анализу гена *cut b* полевки были переопределены. Оказалось, что нами были отловлены муйская *A. tujanensis* и монгольская *A. mongolicus* полевки в местах, где они ранее никогда не отмечались. Монгольская полевка была поймана в 2011 году в двух новых точках в Бурятии: 1) в окр. пос. Багдарин 2) на левом берегу реки Толуй.

Муйская полевка была отловлена в 2013 года на самом севере Баргузинской котловины на территории Джергинского заповедника, кордон Джирга, правый берег р. Джирга и в 2014 году в районе оз. Баунт, на правом берегу р. Верхняя Ципа. Видовое определение, а также анализ внутривидовой и межвидовой изменчивости проводился как по морфологическим признакам, так и с использованием молекулярно-генетических маркеров.

Выборка муйской полевки с кордона Джирга по размеру и форме первого нижнего коренного зуба своеобразна, что не позволяет однозначно отнести ее к тому или иному из известных видов рода. “Мозаичность” в распределении линейных размеров частей зуба показывает уникальность рисунка жевательной поверхности, сопоставимую с таковой у наиболее изменчивых видов группы “*maximowiczii*”. Диплоидный набор хромосом муйской полевки из Джирги – $2n=38$, $NF=52$, что соответствует первоописанию. Однако при первоописании неверно была определена X-хромосома как акроцентрическая хромосома, что уже отмечалось ранее (Мейер и др., 1996). В целом кариотип полевки из Джирги соответствует описанному ранее для муйской полевки (Мейер и др., 1996). Отличия заключаются в морфологии X-хромосомы. Если у Мейер с соавторами (1996) она определена как субметацентрик средних размеров, то у нас это метацентрик по размерам такой же, как мелкие аутосомные метацентрики.

Анализ последовательностей гена *cut b* показал, что гаплотипы полевок ($N=8$), пойманных на правом берегу р. Верхняя Ципа, практически не отличаются от экземпляра из типовой местности, тогда как полевки, пойманные в Джирге ($N=10$) имеют отличия, по крайней мере, в 7 сайтах.

Таким образом, в настоящее время известно три места обитания муйской полевки: типовое место 1) Муйская котловина, 2) северная часть Баргузинской и 3) окрестности оз. Баунт. Между собой они изолированы Икатским и Южно-Муйским хребтами. В сартанское оледенение (28-12,5 тыс.л.н.) на протяжении около 14 тыс. лет существовало огромное ледниково-подпрудное озеро, занимавшее территорию нынешнего распространения *A. tujanensis*. Можно предположить, что условия для возникновения муйской полевки могли сложиться совсем недавно.

СОПОСТАВЛЕНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ И ХРОНОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ

А.М. Госьков, Н.С. Корьгин

Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН
goskov_am@ipae.uran.ru

Ареал обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) один из самых обширных среди млекопитающих. Велика также и фенотипическая изменчивость вида. Только на территории бывшего СССР описано 14–17 подвидов (Гептнер и др., 1967; Аристов, 2001), а всего до 45. С другой стороны, для географической изменчивости характерна поликлимальность, причем часть изоклин может простирается на несколько тысяч километров в меридиональном направлении (Терентьев, 1965; Россоломо, 1984). В целом увеличение размеров черепа, как и следовало ожидать, идёт с юга на север, точнее, от прилегающих к Каспийскому морю районов – на северо-запад и на северо-восток. При этом характер клинальной изменчивости демонстрирует практически полное отсутствие какой-либо связи с границами подвидов, пусть и весьма грубо очерченными.

Помимо широкого диапазона географической изменчивости для лисицы характерны значительные хронографические колебания размеров черепа. Для анализа хронографической изменчивости нами было исследовано изменение краниологических признаков лисиц старше одного года (186 экз.), добытых в период 1960–1985 гг. из нескольких смежных районов юго-восточной части Свердловской области, расположенных в подзоне сосново-березовых предлесостепных лесов (Куликов и др., 2013). Анализировали изменение кондилобазальной длины черепа (КБЗ). Размах средних значений по промысловым сезонам составил 140,4–146,7 мм для самок и 140,2–152,0 мм для самцов. Результаты сопоставлены с литературными сведениями для различных, удаленных друг от друга, 27 локальных выборок (Данилов, 1979; Полещук, Сидоров, 2004; Шевченко, 1987; Юдин, 1986), характеристик отдельных подвидов (Огнев, 1931; Гептнер и др., 1967; Слудский и др., 1981), а также с величиной КБЗ на карте клинальной изменчивости вида (Терентьев, 1965). Оказалось, что изменения КБЗ во времени на относительно небольшой части ареала в существенной степени перекрывают значения, свойственные разным локалитетам и подвидам, а также перекрывают величины изоклин приблизительно на девяносто процентах территории бывшего СССР.

Предполагается, что механизмы формирования географической и хронографической изменчивости различны. Но при этом очевидно, что эти процессы связаны друг с другом, как обратимые, так и необратимые, поскольку внутривидовые географические различия формируются с течением времени.

Таким образом, оказалось, что изменчивость размеров черепа лисицы, полученная на материале, собранном за несколько десятилетий из одного относительно компактного региона, практически полностью перекрывает географическую изменчивость черепа на огромной территории бывшего СССР. В качестве частного следствия этого явления можно рекомендовать с осторожностью использовать размеры черепа как индикатора географической (подвидовой) специфики популяций.

ФИЛОГЕОГРАФИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *Sorex araneus* L. (MAMMALIA, LIPOTYRNLA) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

О.О. Григорьева¹, В.В. Стахеев², Д.М. Кривоногов³

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

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

³Нижегородский государственный университет (Арзамасский филиал)

stvaleriy@yandex.ru

Генетическая изменчивость популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. Восточной Европы изучена на основе секвенирования мтДНК гена *сyt b*. Проанализированы 82 последовательности гена длиной 953 п.н. пяти хромосомных рас на сплошном ареале вида в лесной зоне и двух рас из фрагментированной части ареала в степной зоне. Показано, что филогеографическая структура определяется фрагментированностью ареала вида, а не его кариотипическими особенностями.

На сплошном ареале обыкновенной бурозубки в лесной зоне Восточной Европы филогеографическая подразделенность не выражена. Мы отметили повышенную частоту в популяциях одного гаплотипа, который обозначили как «центральный». Идентичные гаплотипы депонированы в ГенБанке из Польши и Великобритании. Среди гаплотипов гена *сyt b* «центральный» можно рассматривать как эволюционно более древний, судя по крайне широкой географии его распространения. Эта особенность свидетельствует о сохраняющемся эволюционном единстве европейских популяций обыкновенной бурозубки. Анализ исследованных выборок показал высокое гаплотипическое разнообразие при относительно низком нуклеотидном, что также отмечалось в различных исследованиях мтДНК обыкновенной бурозубки. Исключение составляет частично изолированная популяция расы Кириллов, характеризующаяся низкими значениями указанных показателей.

Среди цитогенетиков преобладает мнение о сравнительно недавнем, послеледниковом, формировании хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Horn et al. 2012). Это мнение основано, прежде всего, на отсутствии молекулярных различий между хромосомными расами. Мы не получили убедительных доказательств влияния узких гибридных зон на поток нейтральных аллелей и не обнаружили гаплотипов *сyt b*, способных диагностировать хромосомные расы. Большая часть генетического разнообразия мтДНК была распределена внутри выборок (по результатам теста AMOVA), не было обнаружено достоверной корреляции между генетическими и географическими дистанциями в популяциях на сплошном ареале вида, вклад в корреляцию вносили только самые отдаленные выборки из фрагментированной части ареала.

В степной зоне Восточной Европы местообитания обыкновенной бурозубки ограничены частично изолированными мезофильными участками. Мы впервые обнаружили значительную дивергенцию гаплотипов гена *сyt b* в южной фрагментированной части ареала хромосомной расы Нерусса в степной зоне (p -дистанция $0,69 \pm 0,27\%$). Для накопления подобных генетических различий требуются десятки тысяч лет. Очевидно, только во фрагментированной части ареала обыкновенной бурозубки, где изоляция сохраняет накопленные различия между популяциями, можно правильно оценить возраст хромосомных рас. Поскольку кариотип одинаков во всех популяциях этой расы, то его формирование предшествовало накоплению молекулярной изменчивости и возраст хромосомной расы Нерусса не может быть голоценовым. Вероятнее всего раса имеет гибридное происхождение с последующей фиксацией хромосомных перестроек в ледниковом рефугиуме.

Работа поддержана грантом РФФИ 15-04-05263 и грантом Президента Российской Федерации МК-3755.2014.4.

**ФИЛОГЕОГРАФИЯ ЛЕСНОЙ СОНИ *DRYOMYS NITEDULA* (GLIRIDAE,
RODENTIA) В РУССКОЙ РАВНИНЫ И КАВКАЗА**

**О.О. Григорьева¹, А.С. Кандауров², В.В. Стахеев³, А.Е. Балакирев¹, А.К. Бадгиев⁴,
М.Ш. Магомедов⁵**

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

²Институт зоологии, Грузинская АН

³Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону

⁴СОГУ им. К.Л. Хетагурова, Владикавказ

⁵Прикаспийский ин-т биологических ресурсов ДНЦ РАН, Махачкала
grig@sevin.ru

Изучен полиморфизм изолированных популяций лесной сони *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) Русской равнины и Кавказа на основании митохондриальных генов *cytb*, *12S* и ядерного *IRBP*. Изучено 56 образцов из 15 пунктов Русской равнины и Кавказа. Для каждого гена подобраны специфичные праймеры. Филогенетический анализ основывался на методах NJ, MP, ML и BI. Для обработки данных использовали программное обеспечение MEGA, PHYLML, JMODELTEST, MRBAYES, FIGTREE.

В результате анализа данных по каждому гену было установлено, что образцы популяций Русской равнины входят в единую «Восточно-Европейскую» гаплогруппу, а образцы из Кавказских популяций образуют две сестринские гаплогруппы, «Западный Кавказ» и «Центральный Кавказ».

Наблюдаемый уровень генетической дивергенции между лесными сонями Русской равнины и Кавказа соответствует уровню, характерному для биологических видов (Baker, Bradley, 2006), и вероятность репродуктивной изоляции лесных сонь Русской равнины и Кавказа очень велика. Генетическая дистанция между популяциями Центрального и Западного Кавказа также оказалась значительной.

Вероятно, между популяциями Русской равнины и Кавказа существовала длительная изоляция на протяжении всего плейстоцена.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (12-04-00551, 12-04-32035-мол_а), гранта Президента МК-3755.2014.4 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов».

ИЗУЧЕНИЕ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ 46-ХРОМОСОМНЫХ ФОРМ ПОЛЕВКИ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ТЕРРИТОРИИ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Р. Громов, Н.Ш. Булатова, С.Г. Потапов, Д.С. Костин, Л.А. Лавренченко
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
anton-gromov@yandex.ru

Граница между ареалами двух 46-хромосомных форм обыкновенной полевки (*M. arvalis* s.s. и *M. obscurus*), протянувшаяся от средней тайги до сухих степей Европейской части России, является одной из самых масштабных по длине зон контакта среди европейских млекопитающих (Булатова и др., 2010). Нами проведено масштабное исследование зоны гибридизации между этими формами на востоке Владимирской области, что позволило локализовать данную зону на протяжении более 100 км (на территории Камешковского, Ковровского, Вязниковского, Гороховецкого, Судогодского, Селивановского, Муромского, Гусь-Хрустального, Меленковского и Юрьев-Польского р-нов). Полученные результаты показали, что зона гибридизации в районе исследований ориентирована с севера на юг, а не с запада на восток, как это считалось ранее. Также показано, что данная гибридная зона в целом характеризуется существенно большей шириной, чем это предполагалось ранее (Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010). Определен характер и масштаб интрогрессии и дальности дисперсии отдельных митохондриальных, ядерных и цитогенетических маркеров на расширенной трансекте через эту гибридную зону. Полученные данные показали существенные различия между всеми исследованными системами признаков как по ширине зоны интрогрессии, так и по характеру ее асимметрии. Ширина зоны интрогрессии по гену-маркеру Y-хромосомы (интрон 11 гена SMCY) составляла 5 км, по цитогенетическим маркерам – 8 км, по ядерным маркерам (ген p53) – 45 км, по митохондриальным маркерам (ген цитохрома b) – 65 км. Неожиданным было обнаружение митохондриальных гаплотипов *M. obscurus* (у 3 из 7 исследованных особей) в выборке *M. arvalis* s.str. из окрестностей пос. Мордыш Суздальского р-на, а так же ядерного гаплотипа и гена-маркера Y-хромосомы *M. obscurus* (у 1 из 2 исследованных особей) в выборке *M. arvalis* s.str. отловленных в окрестностях пос. Сосновый Бор Юрьев-Польского района. Подобное нахождение “чужих” маркеров вдали от современной зоны интрогрессии (мтДНК 72 км и яДНК более 100 км на запад соответственно) носит явно реликтовый характер и позволяет предполагать более западное положение границы ареалов *Microtus arvalis* s.s. и *M. obscurus* в недавнем прошлом. Таким образом, получено первое косвенное свидетельство временной и пространственной динамики зоны гибридизации между этими двумя формами обыкновенной полевки.

Кроме того, отмечено, что относительный вклад родительских форм в генофонд некоторых гибридогенных популяций, населяющих отдельные “кластеры” полей, существенно отличается от ожидаемого по их географическому положению на общей трансекте через данную гибридную зону. Это позволяет предполагать становление данных популяций, имеющих существенно различающиеся рекомбинантные сочетания одних и тех же родительских форм, как автономных образований в условиях пространственной изоляции.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03801).

ФИЛОГЕОГРАФИЯ БУРОГО МЕДВЕДЯ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И УТОЧНЕНИЕ ГИПОТЕЗЫ ЕГО РАССЕЛЕНИЯ НА АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

В.Ю. Гуськов, И.Н. Шереметьева
Биолого-почвенный институт ДВО РАН
valguskov@gmail.com

Бурый медведь *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 – полиморфный вид, один из самых крупных современных хищников на планете. Его обширный условно непрерывный ареал охватывает горнолесную область Палеарктики и частично заходит в Неарктику. Попытки изучения географической изменчивости и внутривидовой систематики бурого медведя региона не прекращаются до настоящего времени (Юдин, 1991; Барышников, 2010). В последние годы возрос интерес к изучению генетического разнообразия бурого медведя на азиатской части ареала. Так, в некоторых работах показано наличие у бурого медведя 7 групп гаплотипов, в свою очередь подразделяющихся на подгруппы (Davison et al., 2011). При этом на азиатской части ареала было обнаружено две из них: 3-я и 4-я и только для Хоккайдо (подгруппы 3a, 3b и 4) (Matsuhashi et al., 1999, 2001). Географическое распределение данных групп, вероятно, отражает этапы последовательных волн миграции с проникновением бурого медведя на остров. Позднее в Приморском, Красноярском краях и Томской обл. обнаружено наличие редкой, описанной только для Хоккайдо и Аляски, подгруппы 3b (Гуськов и др., 2012, 2013; Саломашкина и др., 2012, 2014). Поэтому существующая на сегодняшний день гипотеза распространения бурого медведя на азиатской части ареала является не совсем верной и требует дополнительных данных.

Работа проведена на оригинальном материале 56 образцов бурого медведя четырех регионов Дальнего Востока РФ. Проведен анализ полной последовательности гена цитохрома *b* мтДНК.

В результате анализа изменчивости последовательностей гена цитохрома *b* бурого медведя Дальнем Востоке РФ, нами подтверждено наличие двух генетических групп на более представительном материале. Эти группы соотносятся с описанными ранее подкластерами: основным 3a и редким 3b, описанными Корстеном и соавт. Для территорий Хоккайдо и Аляски (Matsuhashi et al., 1999; 2001; Korsten et. al., 2009). Основная часть обнаруженных нами гаплотипов относится к подкластеру 3a. При этом большинство экземпляров бурого медведя из этой группы имеют одинаковый гаплотип, описанный ранее как основной для большей части ареала. Множество гаплотипов остальных особей из группы 3a отличались всего на одну замену. Для Приморского края мы обнаружили три уникальных гаплотипа, относящиеся к подгруппе 3b. На дальневосточной части материкового ареала данный тип гаплотипов отмечен впервые. Вероятно, в позднем плейстоцене, здесь был сформирован рефугиум, в котором сохранились особи с гаплотипом 3b.

Современное распространение похожих гаплотипов и обнаружение редкого гаплотипа на юге ДВР обосновывает мнение о наличии на территории Приморского края в недавнем прошлом рефугиума. На основании факта находок представителей относительно древних гаплотипов в Приморском крае, сделан вывод, что в процессе заселения островов западной части Тихого океана некоторые особи этой линии остались и сохранились в Приморье.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-03871.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ

Т.А. Дупал

Институт систематики и экологии животных СО РАН

gf@eco.nsc.ru

Изучалась изменчивость 3 экстерьерных, 12 краниальных и 12 одонтологических признаков узкочерепной полевки (*Microtus (Stenocranius) gregalis* Pall. = *Lasiopodomys (St.) gregalis* Pall., Абрамсон, Лисовсий, 2012). С помощью одномерного и многомерного статистического анализа исследовалась возрастная, половая, циклическая и межпопуляционная изменчивость. При анализе возрастной изменчивости показано, что большинство морфологических признаков увеличивается от молодых животных к перезимовавшим, кроме межглазничной ширины. Этот признак увеличивается от молодых к взрослым полевым, а затем уменьшается у перезимовавших животных. Длина хвоста, мозгового отдела черепа, нижней диастемы, затылочная ширина и высота черепа у самцов больше, чем у самок. Величина полового диморфизма возрастает с юга на север. Различная реакция самцов и самок на один и тот же фактор повышает разнообразие фенотипических вариантов, способствуя устойчивому существованию популяций в условиях флуктуирующей среды. Морфотипическая изменчивость рисунка жевательной поверхности M_1 не связана с фазами популяционного цикла, с возрастом и полом.

Анализ межпопуляционной изменчивости 18 выборок по средним значениям метрических признаков тела, черепа и первого нижнего моляра в пространстве первой и второй главных компонент показал, что сходство популяций обусловлено географической близостью, приуроченностью к одной ландшафтной зоне или сходным местообитаниям. В пространстве признаков выборки образовали четыре кластера. Хорошо обособленными оказались три группы. В первую вошли выборки зональной тундры, во вторую - выборки юго-восточной части ареала, в третий кластер – степные и лесостепные выборки сибирского региона. Четвертый кластер образовали горные и равнинные популяции юга Западной Сибири. Две горные алтайские популяции узкочерепной полевки не вошли ни в один из четырех кластеров. Географическая изменчивость *L. (St.) gregalis* выражена в увеличении размеров на север и юго-восток, если за точку отсчета взять юг Западной Сибири. Таким образом, фенотипическое сходство между большинством популяций обусловлено приуроченностью полевок к одной ландшафтной зоне или сходным местообитаниям. Исключение составляют животные горных популяций Алтая и Северной Монголии, изменчивость которых не соответствует физико-географическому градиенту среды (Васильев и др., 2004; Дупал, 2000).

Молекулярно-генетические исследования митохондриального гена *cytb* по всему современному ареалу узкочерепной полевки показали высокий уровень мутаций *cytb* и генетической дифференциации между 4 гаплотипами (Petrova et al., 2014). В гаплогруппу (А) вошли 6 подгрупп: северные, западные и юго-западные популяции. Вторая гаплогруппа (В) образована юго-восточными выборками из Бурятии и Забайкалья, из Монголии и среднего течения р.Амур, третья (С) – тувинскими, четвертая (D) – забайкальскими и монгольской выборкой. Вид характеризуется высоким генетическим разнообразием внутри гаплогрупп, кроме клады D, у которой низкий индекс генетического разнообразия (Petrova et al., 2014).

Таким образом, высокое генетическое разнообразие узкочерепной полевки и особенности морфогенеза позволяют полевым адаптироваться к различным условиям среды. При сравнении генетических и морфологических дистанций между выборками наиболее близкими оказались популяции северной тундры и выборки юга Западной Сибири.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ СУСЛИКОВ ЕВРАЗИИ

О.А. Ермаков¹, Е.П. Симонов^{2,3}, В.Л. Сурин⁴, С.В. Титов¹, О.В. Брандлер⁵,
Н.А. Формозов⁶

¹Пензенский государственный университет

²Институт систематики и экологии животных СО РАН

³Томский государственный университет

⁴Гематологический научный центр

⁵Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

⁶Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

oaermakov@list.ru

В настоящее время на основе данных секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК (Harrison et al., 2003; Herron et al., 2004) голарктические суслики, ранее рассматриваемые в составе одного рода, подразделены на 8 родов (Helgen et al., 2009). В этой трактовке в Евразии обитают все виды рода *Spermophilus* s. str. и два вида *Urocitellus*, филогенетические взаимоотношения которых рассматривались нами с использованием секвенирования трех митохондриальных (*cyt b*, COI, C-region; всего 2877 п.н.) и четырех ядерных (*ib p53*, *i13 bcr*, *i5 HoxB*, *ex1 IRBP*; всего 2896 п.н.) маркеров.

Сопоставление данных филогенетического анализа по двум типам маркеров (мт- и яДНК) выявило обитание в Евразии 21 формы сусликов имеющих генетические дистанции формально соответствующие видовому уровню. Род *Spermophilus* включает 18 форм объединенных в 5 клад, которые по результатам анализа митохондриальных маркеров имеют следующий порядок ветвления: 1) восточно-азиатские суслики – *S. alashanicus*, *S. dauricus*; 2) малые суслики – *S. pygmaeus* (лево- и правобережный); 3) южно-европейские суслики – *S. xanthoprimum*, *S. citellus*, *S. taurensis*; являющиеся сестринскими к кладе 4) крапчатые суслики – *S. suslicus* (лево- и правобережный); 5) пустынно-степные суслики – *S. erythrogegnys* (левый берег Оби), *S. fulvus*, *S. relictus*, *S. pallidicauda*, *S. ralli*, *S. erythrogegnys* (правый берег Оби), *S. erythrogegnys* (восточный Казахстан), *S. brevicauda* + *S. major*. Род *Urocitellus* включает 3 формы: *U. parryii* и кладе длиннохвостых сусликов *U. undulatus* (западный и восточный).

Средняя генетическая дистанция внутри рода *Spermophilus* между выделенными формами составила 8,4% по маркерам мтДНК и 0,6% по маркерам яДНК, дистанция между родами *Spermophilus* и *Urocitellus* – 12,6% и 1,6%, соответственно.

Несоответствие топологий деревьев, построенных по ядерным и митохондриальным последовательностям, обнаружено в двух случаях. Во-первых, анализ ядерных маркеров показал наличие значительной генетической дистанции (0,4%) между сестринскими видами *S. brevicauda* и *S. major*. Это подтверждает наше предположение, что близкое сходство митохондриальных геномов этих видов (дистанция 1,5%) является результатом древней интрогрессии (Ермаков et al., 2015). Во-вторых, как по отдельным ядерным маркерам, так и по их комбинированному анализу, обнаружена парафилия двух форм крапчатого суслика: «западные» крапчатые суслики образуют сестринскую группу с южно-европейскими, тогда как «восточные» входят в кладу пустынно-степных сусликов. Эта труднообъяснимая ситуация может быть связана с гибридной природой “восточной” формы *S. suslicus*. Положение *S. ralli* и *S. erythrogegnys* (правый берег Оби) по ядерным маркерам пока не определено.

Попытка молекулярной датировки событий в истории сусликов Евразии показала, что время дивергенции основных клад относится к концу миоцена – началу плиоцена (6,6–4,6 млн. лет), а радиация большинства видов произошла в раннем и среднем плейстоцене (2,5–1,5 млн. лет).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 14-04-00301, 14-04-00121, 14-04-00785.

КРИПТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КРОТОВ ВЬЕТНАМА (*LIPOTYPHILA*, *TALPIDAE*, *EUROSCAPTOR*)

Е.Д. Землемерова¹, А.А. Банникова¹, В.С. Лебедев², А.В. Абрамов³, В.В. Рожнов⁴

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

² Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова

³ Зоологический институт РАН

⁴ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
zemlemerovalena@ya.ru

Вьетнам занимает ключевое биогеографическое положение в Юго-Восточной Азии, поскольку включает большинство экосистем данного региона. Высокое разнообразие ландшафтов, наличие нескольких горных массивов на его территории отражается на обилии и разнообразии видов животных и растений. Одной из наименее изученных групп млекопитающих Вьетнама остаются кроты. Четкое представление о видовом составе и распространении кротов в этом регионе до сих пор отсутствует. Среди кротов ЮВ Азии наибольший интерес в настоящее время представляет род *Euroscaptor*, на котором и было сосредоточено наше внимание. При исключении *Euroscaptor mizura*, обособленное положение которого относительно всего рода показано разными авторами (Землемерова и др., 2013; He et al. 2014; Shinohara et al., 2014), в роде *Euroscaptor* s.str. выделяют 8 видов.

Филогенетический анализ проводился по последовательностям митохондриального гена *cyt b* и ядерных генов *RAG1*, *BRCA1*, *BRCA2*, *ApoB* и *A2ab* с помощью Байесовского (BI), максимально правдоподобного (ML) и парсимониального методов (MP). Кроме того, на основе всех доступных молекулярных данных в программе *Beast было построено видовое дерево.

Результаты анализа *cytb*, комбинированной последовательности ядерных генов и видовое дерево показали, что в составе *Euroscaptor* s.str. обнаруживаются две клады: (1) *E. klossi*+*E. malayana*+*E. longirostris* s.str. из Сычуани+*Euroscaptor* sp. из северного Вьетнама и южного Китая (Юннань); (2) *E. parvidens*+*E. subanura*.

Внутри первой клады *Euroscaptor* sp. в свою очередь подразделяется на две крупные группы, соответствующие северо-западной и северо-восточной частям вьетнамского ареала, генетическая дистанция (*cytb*, K2P) между которыми составляет 6%. Учитывая устойчивое воспроизведение этих клад на ядерном и видовом деревьях, мы полагаем, что они представляют собой криптические виды *Euroscaptor* sp.1 и *Euroscaptor* sp.2.

Вторая кладка *Euroscaptor* s.str. образует сестринскую группу с родом *Parascaptor*. В составе *E. parvidens* выявлена сильная филогеографическая структура при K2P-дистанции по *cytb* между географическими выборками от 6% до 9.5%. Все географические кластеры объединяются в две большие группы: южновьетнамскую и центральновьетнамскую. Этот паттерн воспроизводится и при анализе объединенной ядерной последовательности. Поскольку южновьетнамская линия географически очень близка к типовому локалитету вида, она с высокой вероятностью представляет собой *E. parvidens* s.str., в то время как таксономический ранг центральновьетнамской линии пока не ясен.

Впервые получены молекулярные данные по недавно описанному на основе морфологии и кариотипа *E. subanura*. Этот вид представляет собой ветвь, сестринскую к *E. parvidens* s.l. (*cytb*, K2P=17%). Внутри исследованных выборок *E. subanura* также выявлена филогеографическая структура, хотя и менее выраженная, чем в случае других видов.

Новые данные по кротам Вьетнама свидетельствуют о богатой и сложной таксономической структуре рода *Euroscaptor*, требующей таксономической ревизии.

Работа поддержана проектами РФФИ № 14-04-00034а, 13-04-00525а и 15-29-02771офи-м.

ЭВОЛЮЦИЯ ГИБРИДНЫХ ЗОН ИЗРАИЛЬСКИХ СЛЕПЫШЕЙ *NANNOSPALAX EHRENBergi* (SPALACIDAE, RODENTIA)

Е. Иваницкая, Л. Рашковецкий, Э. Нево

Институт эволюции, Хайфский университет, Хайфа, Израиль
lenaiva@research.haifa.ac.il

На территории Израиля обитает четыре хромосомных расы слепышей (*Nannospalax ehrenbergi*), характеризующихся разной степенью хромосомной дивергенции. Ширина гибридных зон (ГЗ) негативно скоррелирована с уровнем хромосомной дивергенции рас. Наиболее близкие расы с $2n=60$ и $2n=58$ характеризуются наиболее широкой (2.825 км) ГЗ. Хромосомные расы с $2n=54$ и $2n=58$ имеют более узкую (0.725 км) ГЗ и ширина ГЗ наиболее цитогенетически дивергировавших рас $2n=52$ и $2n=58$ составляет 320 м (Nevo, Bar-El 1976).

Целью настоящей работы является уточнения ширины трех ГЗ и выявление эволюционных процессов определяющих современное состояние этих зон.

Комплексный цитогенетический анализ пространственного распределения частот родительских и гибридных кариотипов, оценка уровня мейотических нарушений у гибридных особей и ревизия данных предыдущих исследований показали:

1. Ширина ГЗ между цитотипами $2n=60$ и $2n=58$ составляет 25 км, то есть в 10 раз больше предыдущей оценки (Nevo, Bar-El 1976), кроме того выявлены спонтанные Робертсоновские транслокации (Rb) у расы $2n=60$, характерные для расы $2n=58$.

2. ГЗ между расами с $2n=54$ и $2n=58$ (окрестности поселка Афик, Голаны) состоит, как минимум, из двух изолированных друг от друга гибридных популяций. Характер распределения теломерных последовательностей свидетельствует об ограниченном геномном обмене между гибридными популяциями и существовании геномного потока между южной гибридной популяцией и иорданскими слепышами с $2n=60$.

3. Интенсивное изучение ГЗ между расами с $2n=52$ и $2n=58$ ($n=155$), расположенной в окрестностях Миилии (Верхняя Галилея) показало высокую частоту встречаемости гибридов от возвратных скрещиваний и F_2 . Показана достоверность отбора только против одного типа Rb гетерозигот. В центре гибридной зоны преобладают гетерозиготные особи. На западе и северо-западе ГЗ обнаружены особи с $2n=60$ и $2n=59$, кариотипы со сверхчисленными хромосомами и мозаики; на юго-востоке ГЗ встречаются особи с $2n=50$ и $2n=51$. Характер распределения Rb метацентриков в центре ГЗ соответствует теоретической модели, тогда как пространственное распределение маркерной Y-хромосомы $2n=52$ расы свидетельствует о преимущественной инвазии этой хромосомы в зону $2n=58$ расы. Природные и антропогенные барьеры вместе с ограниченным потоком генов в северной и южной части ГЗ “Миилия” играют важную роль в формировании размеров и структуры этой ГЗ. Сравнение наших результатов с данными тридцатилетней давности показывают, что позиция и границы ГЗ “Миилия” почти не изменились, но заметно увеличилась доля гибридов с высоким значением $2n$.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАСНОЩЕКОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS ERYTHROGENYS*) ЮГО-ВОСТОКА КАЗАХСТАНА ПО ДАННЫМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ МАРКЁРОВ МТДНК И ЯДНК

А.Д. Иванова¹, В.Л. Сурин², Н.А. Формозов¹

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Лаборатория Генной Инженерии, Гематологического Научного Центра, Москва

sciuridae2012@yandex.ru

Систематика видового комплекса *S. major* – *S. erythrogenys* крайне сложна. Привлечение молекулярных маркёров не внесло ясность в данную проблему. Оказалось, что краснощекие суслики междуречья Оби и Иртыша по структуре мтДНК далеко отстоят от видового комплекса, и в целом *S. erythrogenys sensu lato* парафилетичен относительно *S. major*. Краснощекие суслики юго-востока Казахстана распадается на три формы (*iliensis*, *intermedius* и *carruthersi*), причем их молекулярная дивергенция сравнима с таковой у разных видов сусликов (Егмаков et al., 2015). Задача данного исследования изучить изменчивость молекулярных маркёров, как мтДНК (С-регион) так и яДНК (интрон 6 гена р53) с целью уточнения систематики этой группы.

Была амплифицирована и отсеквенирована частичная последовательность С-региона мтДНК 136 животных из 63 точек с территории Республики Казахстан, Новосибирской области и Алтайского края РФ. Обработка данных по митохондриальной ДНК проводилась в программах MEGA6 и Network 4.6.1.3, построено Test Maximum Likelihood Tree. Для сравнения были взяты образцы из базы данных Genbank. У всех секвенированных по С-региону животных также исследован и ядерный маркёр, содержащий ID-повтор класса SINE, имеющий вариабельный по структуре концевой Т-богатый участок, различающийся по длине у разных форм краснощекого суслика.

На основании полученных последовательностей С-региона было построено филогенетическое дерево, в котором все образцы разделялись по принадлежности к 5 различным группам, имеющим поддержку $p > 50$. Наблюдаются ещё одна группа, не имеющая должной поддержки, а также, существует 7 образцов, не принадлежащих с высокой поддержкой ни к одной из групп, хотя явно имеющих сходство с некоторыми из них. Географические распределения трёх из пяти гаплогрупп мтДНК перекрываются в западной части Казахского мелкосопочника. Также в этом районе встречаются митотипы наиболее базальные для данных групп. Это дает основания предположить, что, по-видимому, центр распространения этих трёх гаплогрупп (*iliensis*, *intermedius* и *carruthersi*) находится в западной части Казахского мелкосопочника.

Поли-Т последовательность в интроне 6 гена р53 у формы *carruthersi* содержит 20-22 Т-нуклеотида, а у *iliensis* и *intermedius* – последовательность редуцирована до одного Т. Обнаружены только 2 гетерозиготы маркёру яДНК - обе у восточной оконечности оз. Балхаш. Еще 4 особи были гомозиготами по ядерному маркеру *iliensis-intermedius*, но имели мтДНК маркёр *carruthersi*.

Работа поддержана грантами РФФИ № 12-04-01804-а, № 15-34-20589.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННАЯ РОЛЬ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Э.В. Ивантер

Петрозаводский государственный университет

ivanter@petsu.ru

Проведенные исследования популяционной организации большого ряда палеарктических видов млекопитающих и детальное изучение их северных приграничных популяций показало, что на периферии ареала условия для жизни вида, как правило, резко ухудшаются, в связи с чем наблюдается проявление мозаичного распределения как самих популяций внутри вида, так и их собственного населения, формирование группировок с относительно небольшими по размерам территориями и малой численностью особей, а также гораздо чаще происходит характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. Все это, включая оживление мутационного процесса и активизацию дрейфа генов, существенно стимулирует протекающие на периферии ареала микроэволюционные процессы.

Граница видового ареала характеризуется, с одной стороны, уменьшением размеров популяций и увеличением давления изоляции между ними, оживляющими явления первичного формообразования, а с другой, – действием экстремальных для данного вида факторов среды обитания, способствующих возникновению географической изменчивости, характеризующей внутривидовые таксоны, – путем изменения векторов отбора.

В экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в самом широком диапазоне (с максимальной амплитудой). Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (в том числе через «популяционные волны») и, наряду с ужесточением отбора, специфической перестройкой пространственной, возрастной и генетической структуры, возникновением временных изолятов, сокращением обмена генами, усилением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда, обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов.

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации вида определяют их значение в качестве важных эколого-генетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии видового ареала. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими популяциями эволюционно-экологических функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, его места и функций в экосистеме, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т. д.), вторые же составляют эволюционные потенциалы и резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Процесс адаптации периферических популяций постоянно находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность политипического вида к микроэволюционным перестройкам в ответ на соответствующие изменения условий среды.

ГЕТЕРОПЛАЗМИЯ D-ПЕТЛИ МТ-ДНК У БЕЛОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS MARITIMUS*)

Н.А. Илларионова, А.Н. Болтунов

Региональная общественная организация «Совет по морским млекопитающим» (СММ)
Ina-u@mail.ru

Наши данные являются первым свидетельством гетероплазмии мтДНК у белых медведей. Ранее для рода *Ursus* гетероплазмия в контрольном регионе установлена для бурого медведя (Matsuhashi et al., 1999). Нами выявлена гетероплазмия D-петли для четырёх особей белого медведя *Ursus maritimus* из около 300 изученных. Три случая были обнаружены среди биопсий, собранных в 2015 году от животных бассейна Карского моря (номера 25007, 25015, 25016) и один образец собран от павшего животного (17 Nik) с о. Вайгач. По размеру вариант гаплотипа 1, меньше варианта гаплотипа 2 на одну пару нуклеотидов С на участке TTTTCCCCCCC (7 С вместо 8). Вариант 1 гаплотипа особей 25007 и 25015 идентичен гаплотипам шести ранее исследованных нами проб из района Карского моря (379К, 380К, 86\94, 25006, 25017 и 25018) и одной с острова Врангеля (19 W), а вариант гаплотипа 2 этих особей идентичен гаплотипу особи из Канады (KM676535 GenBank) (Peacock et al., 2015). Вариант 1 гаплотипа особи 25016\74 идентичен самому распространённому в нашей выборке гаплотипу, выявленному для 18 проб, а вариант гаплотипа 2 этой особи идентичен гаплотипу особи из моря Лаптевых (KM676520 GenBank) (Peacock et al., 2015). Вариант 1 гаплотипа особи 17 Nik идентичен гаплотипам четырёх проб из разных частей ареала - трех 200WC, 22AbV, 85\91 из нашей коллекции и канадского 6Can (Peacock et al., 2015), вариант гаплотипа 2 этой особи идентичен гаплотипу особи с Чукотки (KM676555 GenBank) (Peacock et al., 2015). Вставка дополнительного С найдена в положении 16666 (по данным полного сиквенса мтДНК белого медведя NC_003428 GenBank, общий размер 17017 bp).

Для выделения ДНК, из биопсийных проб богатых жировой тканью мы используем оптимизированные лабораторные методики стандартной фенол-хлороформной экстракции. При проведении ПЦР устанавливались условия амплификации известные из литературных источников. Оценка фрагментов, полученных в результате ПЦР проводилась в агарозном геле, методом окрашивания бромистым этидием и визуализации на транс иллюминаторе. Для последующей подготовки для секвенирования фрагменты вырезались из геля и очищались с помощью коммерческих наборов для элюции ДНК, фирмы BioSilica. Получение ошибочного результата исключили неоднократными и независимыми повторами (выделение ДНК из ткани, ПЦР, секвенирование). Таким образом возникновение полиморфной позиции в результате контаминации, является мало вероятным. Гетероплазмия на позиции 16666 является уникальной, и, если бы обнаруженный полиморфизм был результатом контаминации, варибельность фиксировали на других участках. На данный момент растет число публикаций, свидетельствующих о гетероплазмии мтДНК для разных видов (Calloway et al., 2000; Grzybowski, 2000; Kmiec et al., 2006, Плошница 2007). Гетероплазмия, рассматриваемая, как следствие мутационного процесса, представляет собой промежуточное состояние от возникновения полиморфизма до того, как новый вариант мтДНК будет зафиксирован в популяции в виде самостоятельного гаплотипа или нивелируется (Kmiec et al., 2006; Millar et al., 2008). Скорость разделения вариантов гетероплазмы вариабелена в широких пределах в зависимости от вида и типа гетероплазмы (Bendall, Sykes, 1995; Gocke et al, 1998).

КЛЮЧЕВЫЕ И ОСОБО ЦЕННЫЕ ТЕРРИТОРИИ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ВИДА И СООБЩЕСТВА

**В.Ю. Ильяшенко, Л.А. Хляп, А.Л. Мищенко, В.В. Бобров, А.В. Куваев,
И.Н. Поспелов, С.В. Волков**

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
valpero53@gmail.com

Неравномерность использования пространства живыми организмами определяется существованием участков особой значимости, как для самих организмов, так и для их сохранения – совокупности мер по охране, воспроизводству, использованию, программам образования, изучению и мониторингу состояния объектов, комплексов объектов и их местообитаний. Выделение особо ценных территорий (ОЦТ) и ключевых территорий (КТ) все шире входит в практику сохранения биоразнообразия. Концепция и критерии КТ наиболее полно разработаны для птиц (Ключевые орнитологические территории) и растений (Ключевые ботанические территории). МСОП предложил выделять КТ биоразнообразия. Подходы к выделению КТ для разных групп организмов и в разных регионах мира существенно различаются, но имеется много общего. Цель их выделения заключается в сохранении критически важных для выживания объекта (вида, подвида, популяции, сообщества) территорий. КТ для видов служат узловыми частями пространственной структуры их ареала, обеспечивая в совокупности существование вида на всем его жизненном пространстве. Они образуют каркас ареала, обозначая пространственно разделенные, критически важные для вида участки. ОЦТ выделяют для сохранения объекта, главным образом, на местном уровне, в том числе для научных и образовательных целей, сохранения феноменальных явлений, эталонных участков и типовых мест. Во многих случаях выделенные КТ и ОЦТ могут совпадать.

Выделение и последующее сохранение ключевых териологических территорий (КТТ) и особо ценных териологических территорий (ОЦТТ) следует рассматривать как один из современных эффективных и оптимальных методов территориального управления населением млекопитающих.

Каждая из КТТ/ОЦТТ может быть единой, либо состоять из нескольких близкорасположенных участков, где протекает весь жизненный цикл или его значимые фазы (места размножения, кормления, водопоя, зимовки, ночевок, путей миграций и т.д.). Выделение таких территорий представляет первоочередной интерес для сохранения редких, уязвимых видов, эндемиков. Оно также актуально для обычных и широко распространенных видов с целью управления их численностью и местами обитания на региональном или местном уровнях. В условиях современного уровня антропогенного воздействия это особенно важно в краевых и фрагментированных частях видового ареала.

КТ/ОЦТ выделяют по одному или нескольким из следующих критериев: 1) имеет критическое значение для выживания (сохранения) объекта; 2) отличается большим разнообразием объектов или является эталоном такого разнообразия в регионе; 3) единственное или одно из немногих мест обитания объекта; 4) характерны уникальные явления (феномены) в жизненном цикле или использовании мест обитания; 5) типовая территория таксона; 6) территория прежнего обитания объекта с целью реинтродукции из естественных или «резервных» популяций.

Признак, по которому выделена КТ/ОЦТ, характерен для нее периодически или постоянно, как минимум в течение нескольких популяционных циклов. КТ/ОЦТ может автономно или искусственно длительно поддерживать жизнеспособное население. Должна иметься возможность внешнего управления популяциями и местами их обитания, в том числе блокирования рисков и угроз. Необходимо минимизировать включение территорий, которые не способствуют сохранению объектов, для которых выделяется эта территория.

СПОСОБНОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ПРЕОДОЛЕНИЮ ВОДНЫХ ПРЕГРАД

А.А. Калинин

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

Водные преграды являются значительным препятствием при расселении мелких млекопитающих. Часто границы ареалов видов связаны именно с крупными реками. Тем не менее, даже крупные реки не всегда являются достаточным препятствием для распространения мелких млекопитающих. Показано, что границы гибридных зон между хромосомными расами обыкновенной бурозубки на Европейской части России не связаны с реками, а во многих случаях пересекают их (Shchipanov, Pavlova, 2013). Если контактная зона между хромосомными расами совпадает с водной преградой, то на обоих берегах регулярно обнаруживают гибридов. Мелкие млекопитающие заселяют острова даже при значительном удалении от берега (Hanski I., 1999). При исследовании 108 островов на трех озерах в Финляндии показано, что распределение трех видов землероек может быть объяснено периодическим вымиранием населения на островах и вторичным заселением с материка (Peltonen, Hanski, 1991).

Одним из проявлений миграционной активности мелких млекопитающих является их способность преодолевать водные преграды. При учетах в ловушки, расставленных на плавающих досках на расстоянии 10-20 м от берега было показано, что переправа через реки у мелких млекопитающих может носить массовый характер (Калинин, Куприянова 2015). Было отловлено 8 видов, при этом интенсивность расселения зависит от численности и, особенно, подвижности зверьков в данном году. В августе 2013 года встречаемость зверьков на воде составила 26.7 особей на 1 км береговой линии за сутки, а в августе 2014 года всего 4.3 зверьков.

Способность к плаванию у мелких млекопитающих достаточно ограничена. У обыкновенной бурозубки при температуре воды до 10°C продолжительность плавания в среднем составляет 7.4 мин, при температуре 10-15°C – 10.2 мин, а при 15-19°C – 14.4 мин (Сергеев, 1981). В этой же работе приводятся данные по скорости плавания, определяемой на участках направленного перемещения землероек в воде, которая составила у бурозубок в среднем 13.5+0.3 м/мин. По нашим оценкам при прямолинейном движении скорость плавания, как землероек, так и лесных полевок несколько выше и составляет 15-20 м/мин. Следовательно, для них реально преодолевать водные преграды до 150-200 м шириной. Таким образом, даже достаточно крупные реки не являются непреодолимым препятствием для мелких млекопитающих.

Тем не менее, водные преграды, несомненно, являются значимыми барьерами в при расселении мелких млекопитающих. Если зверьки не плывут строго по прямой линии, то их путь и, соответственно, время пребывания на воде значительно возрастают, возрастают и риски связанные с переправой.

Одним из факторов, приводящим к гибели зверьков при переправе являются хищные рыбы. В верховьях р. Илыч основным хищником является европейский хариус, который может уничтожать значительную часть зверьков, переплывающих реку (Калинин, Куприянова 2010). В августе месяце за 11 лет исследований мелкие млекопитающие отмечены в 18.4% желудков хариусов весом более 200 г. Всего обнаружены остатки 11 видов, интенсивность питания зависит от численности и подвижности мелких млекопитающих в текущем году. Например, при высокой численности лесных полевок и землероек-бурозубок их остатки были обнаружены в 43.6% желудков, а у крупных экземпляров хариусов, весом более 500 г в 90% случаев.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-04-02531 а.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВИДА У БЛЕДНОХВОСТОГО СУСЛИКА *SPERMOPHILUS PALLIDICAUDA* (SATUNIN, 1903) И ИСТОРИЯ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

С.Ю. Капустина¹, Я. Адъяа², Е.А. Ляпунова¹, О.В. Брандлер¹

¹ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

² Биологический институт Академии Наук Монголии

s.y.kap@mail.ru

Современный аппарат молекулярных исследований позволяет обнаружить скрытую генетическую внутривидовую изменчивость широкоареальных видов, структура которой зачастую отражает историю формирования ареалов как последовательности их пространственной фрагментации и дефрагментации в изменяющихся климатических условиях. Такие исследования также актуальны для неблагоприятных видов. Нередко выявленная генетическая структурированность вида отражает изолированность отдельных популяций, что приводит к уменьшению генетического разнообразия, снижению экологической пластичности и увеличению риска вымирания как локальных популяций, так и вида в целом.

Эндемик Монголии бледнохвостый суслик *Spermophilus pallidicauda* по литературным данным (Банников 1954, Соколов, Орлов, 1980) ранее имел обширный ареал, протянувшийся по аридным понижениям от котловины Убсу-Нура до Восточно-Монгольской равнины (Барун-Урт). В последние несколько десятилетий этот вид испытывает значительную депрессию численности (Брандлер и др., 2011), по-видимому повлекшую за собой сокращение и раздробление ареала на ряд изолированных мест обитаний. В рамках работы териологического отряда СРМКБЭ нами в 2007 и 2009-11 гг. был проведен поиск обитаемых колоний бледнохвостого суслика и сбор проб тканей для молекулярно-генетических исследований. Кроме этого в работе был использован материал, собранный нами в 1995 г.

Была исследована изменчивость нуклеотидных последовательностей контрольного региона мтДНК 44 бледнохвостых сусликов. Филогенетические деревья, построенные с применением различных математических моделей, имеют сходную топологию. На всех деревьях исследованная выборка достоверно распадается на два крупных кластера – восточный и западный ($p=0,028$). Суслики восточной филогруппы заселяют Гобийский Алтай и Южные предгорья Хангая, а западной - восточные предгорья Монгольского Алтая. Более детальная кластеризация в пределах выявленных групп в целом отражает географическое распределение популяций и свидетельствует о существовании обмена генов между ними в недавнем прошлом. В то же время, анализ эволюционной сети гаплотипов позволяет говорить о снижении генетического разнообразия в ныне существующих изолятах.

Проведенные нами ранее исследования внутривидовой изменчивости тарбагана *Marmota sibirica* (Капустина и др., 2015) и длиннохвостого суслика *Urocitellus undulatus* (Капустина и др., 2014), обширные ареалы которых расположены одновременно в восточной и западной частях Монголии, выявили сходную картину структуры этих видов. Для них также характерно выделение западной и восточной филогрупп. Наши данные согласуются с исследованиями внутривидовой изменчивости мтДНК монгольского дзерена *Procapra gutturosa*, для которого показана древняя изоляция, объясняемая существованием барьеров, вызванных распространением лесных массивов в период первого верхнеплейстоценового межледниковья около 170 тыс. л. н. (Сорокин и др., 2006). Лесные массивы, в данном случае, являются наиболее вероятным барьером для видов, привязанных к открытым степным биотопам, к которым относятся изученные нами наземные белычьи. Можно предположить единовременную дизъюнкцию их ареалов в результате распространения лесных массивов с севера по долине Орхон-Селенгийского бассейна.

Работа поддержана грантами РФФИ и Программы ПРАН “Живая природа...”.

ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА КРАСНОЩЁКОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS ERYTHROGENYS*) ПО КРАНИОМЕТРИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Е.В. Карнаухова¹, О.Г. Нанова², Н.А. Формозов¹

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

² Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова,
formozov@list.ru

Начиная с описания краснощёкого суслика *Spermophilus erythrogenus* Брандтом в 1841 г., было выделено большое число близких к нему форм неясного таксономического ранга (*brevicauda*, Br. 1843, *intermedius* Br. 1843, *pallidicauda* Satunin 1903 и др.). *S. erythrogenus sensu lato*, вероятно, самый трудный вид в систематике рода *Spermophilus*. Молекулярно-генетические методы не внесли ясности, а усложнили картину, что, возможно, связано с интрогрессией мтДНК между краснощекиком, большим *S. major* и желтым *S. fulvus* сусликами в результате как древней, так и современной гибридизации (Ермаков et al., 2015).

Цель нашего исследования – изучение внутривидовой структуры краснощёкого суслика *Spermophilus erythrogenus s. lato* с применением современных статистических методов анализа краниометрических данных. В работе использовали 25 промеров черепа трех видов сусликов: большого *S. major* – 44 экземпляра, жёлтого *S. fulvus* – 42 экз. и краснощёкого *S. erythrogenus s. lato* – 254 экз. Выборка краснощёкого суслика была разделена по десяти географическим районам; Монголия, Джунгарский Алатау, Правобережье Оби, междуречье Оби и Иртыша, Левобережье Иртыша, Прибалхашье, Бетпак-Дала, долина р. Или, Зайсанская котловина, Карагандинская область. Все расчеты проводились как на исходных данных, так и на данных, в которых была нивелирована возрастная и половая изменчивость (Burnaby, 1966; Klingenberg 1996, 1998; Nanova, 2014).

Наши результаты показали хорошую обособленность по краниометрическим признакам жёлтого, большого и краснощекого сусликов друг от друга и подтвердили их видовую самостоятельность. Различия между тремя исследованными видами в основном обусловлены изменчивостью абсолютных размеров, на их долю приходится 60% общей дисперсии. По форме черепа три исследованных вида в значительной степени сходны.

При исследовании изменчивости краснощёкого суслика форма *pallidicauda* из Монголии оказалась наиболее обособленной от всех остальных географических выборок, что не противоречит выделению её в самостоятельный вид на основе разницы кариотипов (Орлов и др., 1978). Ближайшими к ней по краниометрическим данным являются особи из Зайсанской котловины. Нами также были обнаружены отличия по краниометрии сусликов Джунгарского Алатау (форма *carruthersi*). Ранее специфичность этой формы была отмечена Никольским (1984) на основе данных биоакустики. Суслики из междуречья Иртыша и Оби (собственно *erythrogenus*) и еще не описанный подвид с правобережья Оби («кемеровский суслик») близки друг к другу, при этом последний отстоит дальше, хотя исследования мтДНК дают полностью противоположную картину.

Таким образом, на данном этапе исследований наши результаты наиболее точно согласуются с сохранением единого политипического вида *S. erythrogenus* при выделении 4-х подвидов: *S. e. erythrogenus*, *S. e. brevicauda*, *S. e. carruthersi* и кемеровского суслика *S. e. ssp nov.* Работа поддержана грантом РФФИ № 12-04-01804-а.

ОБЩЕСТВЕННАЯ ПОЛЁВКА В КАЛМЫКИИ: ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА И СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ

М.В.Касаткин

Государственный Биологический музей им. К.А.Тимирязева

kmv@gbmt.ru

Мониторинговые исследования проводятся в Черноземельском районе Калмыкии с 1993 г. Природная среда этого региона, находящегося в зоне сухих степей и полупустынь, в последние десятилетия неоднократно подвергалась резким изменениям. В 1980-х гг. в результате перевыпаса наблюдалась деградация растительного покрова и интенсивное опустынивание. Это вызвало многолетнюю глубокую депрессию численности общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.). В 1990-х гг. резкое падение поголовья овец, вызванное экономическими причинами, привело к восстановлению степной растительности и создало благоприятные условия для жизнедеятельности полевок. Они вновь заселили большинство биотопов, восстановилась естественная циклическая динамика численности, характерная для этого вида. В 1997 г. их численность достигла пика, менее значительный подъём наблюдался в 2002–2004 гг., после чего последовала депрессия вплоть до 2011 г., когда присутствие полёвок не отмечалось. В 2012–2014 гг. полёвки вновь появились, постепенно заселяя различные микростанции, хотя и с небольшой плотностью. Наблюдения весны 2015 г. говорят о новом подъёме численности.

Изучение проводится путем индивидуального мечения с последующим повторным отловом зверьков и дополняется картированием нор в поселениях. Общественная полевка имеет устойчивую социальную структуру, выделяясь среди других видов мышевидных грызунов территориальным консерватизмом и привязанностью к своим норам. Основной формой пространственной организации являются долговременные поселения в наиболее оптимальных для вида местообитаниях. Они представляют систему отдельных нор с устойчивым составом обитателей и четкой структурой. Каждую нору занимает пара взрослых зверьков с потомством. Участки не перекрываются. Реже семейная группировка состоит из двух самок, живущих каждая в своей норе, и самца, курсирующего между ними. В норе могут жить только взрослые особи или же вместе с детенышами одного-двух выводков. По достижении половой зрелости молодые постепенно расселяются, частично оседая в пустующих норах этого же поселения. Такая структура очень стабильна и поддерживается длительное время. В случае гибели или ухода одной из взрослых особей вакансия спустя некоторое время замещается из числа подвижных зверьков и пара восстанавливается. (Касаткин, 2002). Социальная организация мало меняется как при высокой, так и при низкой численности. Так, осенью 1997 г., численность полевок достигла пика, составив на основных наблюдаемых участках 60–80 особей/га. Тем не менее, даже в наиболее переуплотненном поселении (более 300 особей/га), несмотря на скученность, сохранились участки семейных пар, образованные еще весной. (Шилова, Касаткин, 2000). Во время последовавшей депрессии численность полевок упала до 0,2–1,6 особей/га, однако структура осталась прежней. Полевки жили парами, реже встречались одиночные зверьки-резиденты.

Летом 2001 г. обширная территория (свыше 20 кв. км) выгорела в результате пожара. Из-за отсутствия дождей она более двух месяцев была полностью лишена растительности и полевки питались исключительно семенами и подземными частями растений. Несмотря на это они продолжали оседло жить в поселениях, сохранив социальную структуру и достаточную плотность (6,85 особей/га). После выпадения осенних дождей и начала вегетации растительности уже сформированные семейные пары немедленно приступили к размножению. (Шилова и др., 2007) Полученные данные говорят о большой устойчивости социальной структуры как при значительных колебаниях численности, так и в экстремальных ситуациях.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В НАСЕЛЕНИИ ПОЛЕВОК И ЛЕММИНГОВ КОЛЬСКОГО СЕВЕРА

Г.Д. Катаев

Лапландский государственный природный биосферный заповедник
kataev@laplandzap.ru

На Кольском полуострове в подзоне северной тайги мониторинг мелких млекопитающих *Micromammalia* ведется с 1936 г. на стационаре (67°39' N, 32° 36' E), который находится в центральной гористой части полуострова на территории Лапландского заповедника. Прослежено у лесных полевков 17 полных популяционных циклов, период которых рассчитывали, начиная с первого года депрессии и кончая годом перед очередной депрессией численности. Длина популяционного цикла для красно-серой полевки постепенно увеличивалась с 4 лет в период с 1935 по 1954 гг. до 5–6 в последующие годы, (в среднем 4.5 г.). Увеличение продолжительности циклов на один год в популяции красно-серой полевки с периода после 1955 г. происходило за счет образовавшейся дополнительной фазы после пика численности. Отметим, что в один из циклов (1965–1970 гг.) численность видового населения в фазе спада оказалась выше, чем в фазу пика, что требует специального изучения как исключение. В последние десятилетия для красно-серой полевки все чаще наблюдаются 5-летние популяционные циклы с фазами депрессии, нарастания, подъема, пика и спада численности. В этом случае каждая из фаз длится по году с равной долей продолжительности в цикле в 20%. Сходная тенденция за указанные временные промежутки обнаружена и в популяции норвежского лемминга – увеличение циклов с 5.0 до 11, 4 г. (в среднем 8.3 г.). Их цикл удлинился за счет фазы депрессии, доля которой составила 38.5%, а остальных трех по 20.5%. У норвежских леммингов обнаруживается максимальная по продолжительности фаза депрессии при минимуме лет нарастания и пика численности. После 1983 г. цикл становится укороченным, массовое размножение леммингов длится не два, как ранее, а лишь год. Многолетний мониторинг населения мышевидных грызунов показал, что суммарная численность изученных видов снизилась за полвека в 1,8 раза. Произошла смена доминирования видов. Численность европейской рыжей полёвки сократилась в 6 раз. Численность красно-серой полёвки, наоборот, возросла в 1,4 раза. Можно видеть, что рассмотренные группы мелких грызунов как по циклам, так и по их структуре мало различались до 60-х годов XX в. с общим ритмом существования в северных условиях. В последние десятилетия течение природных процессов на Кольском полуострове нарушается антропогенными и климатическими факторами, происходят сбои в структуре популяционных циклов животных, что оказывает влияние на точность прогнозов. Продолжительность циклов полевков и леммингов увеличилась, в основном по причине участвовавших за последние годы многолетних депрессий. Отметим, что в популяции красной полевки цикл длиннее, чем у рыжей, также за счет большей продолжительности ее фаз депрессии. Среди серых полевков увеличенный цикл присущ темной полевке за счет длительной фазы депрессии. При сравнении продолжительности циклов лесных и серых полевков выяснилось их примерное сходство, причем доля лет пика численности больше у лесных, а период депрессии максимален у серых полевков. Сравнение структур циклов изученных видов полевков и леммингов выявило как общие (фазы подъема и нарастания) так родоспецифические (фазы пика и депрессии) признаки.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ФОРМ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ *LASIOPODOMYS (STENOCRANIUS) GREGALIS* (RODENTIA, ARVICOLINAE)

Ю.М. Ковальская¹, Т.В. Петрова², Н.И. Абрамсон²

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

²Зоологический институт РАН

sicistam@yandex.ru

Анализ митохондриального гена цитохром *b* позволил выделить у *L.gregalis* 4 основные линии развития, в дальнейшем обозначаемые как формы А, В, С, D. Уровень генетического различия между ними крайне высок – от 6 до 11%. Максимальное отличие демонстрирует форма D, распространенная на юге Забайкальского края (Petrova et al., 2014).

Для уточнения таксономического статуса форм узкочерепной полевки проводятся опыты по гибридизации полевок формы А (Курганская обл., Белозерский р-н), формы В (Тува, Тере-Хольский р-н), формы С (Тува, Тоджинский р-н), и формы D (Забайкальский край, Ононский р-н). Из 6 возможных комбинаций получены результаты по скрещиванию АВ, ВС, ВD, АD, АС. Пока не исследованы оба варианта комбинации CD.

При скрещивании полевок форм А и D (исследовано по 3 пары зверьков каждого варианта, длительность опытов не менее 6 месяцев) полевки спариваются, но рождения детенышей не отмечено ни разу. После завершения экспериментов полевки были проверены на плодовитость во внутривидовых парах и принесли здоровые выводки.

Гибриды F1 получены в обоих вариантах комбинации АВ, но результаты несимметричны. В парах +А>В детеныши или погибают до 12-дневного возраста (2 пары), либо выживают, но сильно отстают в росте (2 пары). В реципрокной паре +В>А получено 3 выводка с 5, 9, и 6 детенышами, которые благополучно были выкормлены и выросли до нормальных размеров.

При скрещивании полевок форм ВD также получены гибриды F1. В варианте +D>В один из двух детенышей родился слабым и не дожил до 14 дней. У пары +В>D родились 3 и 6 жизнеспособных детенышей.

Успешно осуществляется скрещивание полевок комбинаций АС и ВС. Выводки получены в прямом и реципрокном вариантах каждой комбинации: +А>С - число детенышей 4, +С>А – 7 и 8; +С>В – 5 детенышей, +В>С - 5 и 9 детенышей. Детеныши жизнеспособны и нормально развиваются.

Первые результаты опытов по размножению полевок разных форм в смешанных парах подтверждают обособленное положение полевок формы D.

Для проверки возможной репродуктивной изоляции остальных митохондриальных форм узкочерепной полевки необходимо продолжение запланированных работ по проверке фертильности полученных межвидовых гибридов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00339).

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ РАЙОНОВ ОТЕЛА ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ НА ТАЙМЫРЕ

Л.А. Колпашиков¹, В.В. Михайлов²

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Объединенная дирекция заповедников Таймыра»

²С-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН

ntnt69@yandex.ru; mwwcari@gmail.com

В течение года таймырская популяция диких северных оленей осваивает огромную территорию севера Средней и частично Западной Сибири площадью 1,5 млн. кв. км. В пределах этого обширного региона животные распределены неравномерно и размещение их крайне изменчиво. Сравнительный анализ аэровизуальных данных и результатов мечения животных указывает на большие межгодовые различия размещения оленей в период отела. В начале 60-х годов прошлого столетия первые стельные самки диких северных оленей появлялись в северных районах Путорана и равнинной части Таймыра в середине марта, а массовая миграция проходила с апреля до начала мая (Макридин, 1962; Кречмар, 1966). В последние годы животные в эти районы приходят в конце мая, а к середине июня покидают их (Колпашиков, 2000). Общая тенденция к смещению популяции в восточную часть ареала привела к заметному смещению районов отела к югу и востоку. В последние годы основной очаг отела расположен на Центральном Таймыре – в бассейнах рек Дудыпта, Янгода, Луктах, Горбита. Заметно снизилось количество телящихся самок в западной части полуострова. Массовая весенняя миграция оленей по Таймырской низменности происходит в период интенсивного таяния снега и ледохода. Разлившиеся реки становятся серьезными преградами на пути движения стад, преодолеть которые не решаются не только стельные самки, но и самцы. Однако, в дальнейшем, появление кровососущих насекомых заставляет самок с неокрепшими телятами возобновить движение к местам летовок, что приводит к гибели телят при преодолении многочисленных водных преград, простудным заболеваниям и отходу, т.е. чем дальше от мест летовок произошло рождение телят, тем больше вероятность их гибели в первый год жизни (Колпашиков, Михайлов, 2001). В последние десятилетия явно отмечается и влияние погодно-климатических факторов на северных оленей, которое может быть прямым и косвенным. Прямое – это воздействие на теплообмен организма животного со средой и работу системы терморегуляции, косвенные – на среду обитания животных (продуктивность и доступность пастбищ, образование гололеда, интенсивность снеготаяния и разлива рек, интенсивность вылета кровососущих насекомых, развитие эпизоотий). С биоклиматических позиций, отел оленей происходит в тех районах и в то время, когда совокупное воздействие основных климатических факторов (температуры воздуха, скорости ветра, солнечной радиации, осадков, глубины снежного покрова) не приводит, как правило, ни к переохлаждению, ни к перегреву организма животных. Изменение климатических условий, наряду с другими факторами, могут также привести к смещению районов отела оленей. Неустойчивость погоды и позднее начало вегетации растений в период отела – основные причины повышенной младенческой смертности телят (Михайлов и др., 2013).

Места отела диких северных оленей на Таймыре не постоянны и зависят от многих факторов. Несмотря на большое количество фактического материала, вопросы определения границ сезонных ареалов, в том числе и районов отела и их смещения в зависимости от факторов среды нельзя считать решенными. Необходим комплексный анализ и обобщение имеющихся и вновь полученных данных с применением аэрокосмических средств и ГИС-технологий. Требуется использование, разработанной нами интегрированной информационно-аналитической системы мониторинга таймырской популяции диких северных оленей (Колпашиков, Михайлов, 2015).

ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФИЗМА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

М.П. Кораблёв^{1,2}, Н.П. Кораблёв^{3,4}, П.Н. Кораблёв², Н.О. Волков³

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

² Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник

³ Великолукская государственная сельскохозяйственная академия

⁴ Псковский государственный университет

cranlab@mail.ru

Анализ полиморфизма последовательностей ($n=48$) гипервариабельного фрагмента D-петли мтДНК (369 п.н.) популяций и популяционных группировок американской норки, населяющих Каспийско-Балтийский водораздел в центре и на северо-западе Европейской части России, а также domesticированных животных, содержащихся на звероферме, выявил относительно высокий для Mustelidae уровень молекулярно-генетической изменчивости. Обнаружено 13 гаплотипов, различия между которыми варьировали от 1 до 10 нуклеотидов (0.27%–2.71%). Значения нуклеотидного p и гаплотипического H разнообразия для всей выборки американской норки составили 0.0093 ± 0.0054 и 0.81 ± 0.05 , соответственно. Для диких ($n = 38$) и domesticированных ($n = 10$) американских норок получены показатели $p = 0.0098 \pm 0.0056$; $H = 0.82 \pm 0.05$ и $p = 0.0074 \pm 0.0048$; $H = 0.73 \pm 0.12$. По сравнению с видами, исторически населяющими данную местность, американская норка характеризуется сравнительно высоким нуклеотидным разнообразием, уступая лишь своему экологическому аналогу европейской норке. Гаплотипическое разнообразие интродуцированного вида относительно низкое и превосходит только лесного хоря, который на фоне остальных представителей семейства отличается наиболее низким полиморфизмом.

Отмечена тенденция дифференциации гаплогрупп при отсутствии очевидной пространственной географической и породной структурированности населения вида. Достоверные различия обнаружены между некоторыми природными популяциями, но они не были связаны с географической дистанцией. Различия между дикими и domesticированными популяциями американской норки недостоверны.

Анализ факторов генетической пространственной структуры популяций в местах нативного и инвазионного ареала американской норки указывает на причины различной природы. В Северной Америке подразделенность популяций вызвана длительной филогенетической историей, в процессе которой формировалась сложная метапопуляционная структура населения вида. Изменчивость групп особей в этом случае объясняется адаптацией к природно-климатическим условиям, направлениями естественного отбора и географической репродуктивной изоляцией. Генетическая изменчивость популяций американской норки в Евразии определяется первоначальным генетическим пулом интродуцентов, происходящих из различных подвидов, затем участвовавших в селекции domesticированных американских норок. Общим фактором, влияющим на генетическую изменчивость диких популяций двух континентов, следует признать систематический приток животных со звероферм, которые пополняют численность природных группировок вида.

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ТРАНСЛОЦИРОВАННЫХ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ ЕВРОАЗИАТСКОГО БОБРА, ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ, АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ

Н.П. Кораблёв^{1,2}, М.П. Кораблёв^{3,4}, П.Н. Кораблёв⁴, И.Л. Туманов⁵

¹Великолукская государственная сельскохозяйственная академия

²Псковский государственный университет

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

⁴Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник

⁵Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства

и звероводства им. проф. Б.М. Житкова

cranlab@gmail.com

Изучение акклиматизированных популяций с известной историей формирования – актуальное направление, поскольку транслокации сопровождают аспект явлений, которые в популяционной биологии принято рассматривать как факторы, способствующие преобразованиям исходных форм, что может приводить к начальным этапам видообразования. С применением краниометрических и краниоскопических методов нами изучено 944 экз. черепов *Castor fiber* из 11 популяций; 718 *Nyctereutes procyonoides* из 8 популяций; 548 *Neovison vison* из 11 популяций. Анализ структуры фенотипа свидетельствует, что у всех рассматриваемых видов появление новых вариаций признаков не приводит к их закреплению со значимой частотой. Наибольшие морфологические изменения некоторых признаков возникают в зоне контакта животных различных автохтонных популяций, диких и селекционных форм, а также в географически репродуктивно изолированных малых группах особей.

Морфологические различия интродуцентов вписываются в концепцию полиморфизма видов и нивелируются при смыкании отдельных колоний в метапопуляции, что не приводит к появлению новых устойчивых таксонов. Установлено достоверное влияние на морфологические особенности черепа *Castor fiber* истории происхождения популяции и географической изменчивости при отсутствии размерного полового диморфизма.

Изменчивость количественных и качественных признаков в сформированных популяциях может не иметь однозначно выраженной направленности. Основная тенденция – возрастание диверсификации адаптивных норм по размерам. Эпигенетическая дистанция между выборками зависела от географической и временной разобщенности.

Изучение интродуцированных и аборигенных млекопитающих с различной жизненной стратегией, населяющих одну территорию, позволяет считать, что наличие и величина морфологических различий между полами (размерный половой диморфизм) определяется тремя основными факторами: степенью полигамности (определяющий фактор), конкуренцией (корректирующий фактор) и ёмкостью экологической ниши (лимитирующий фактор). Величина флуктуирующей асимметрии в транслоцированных популяциях видов-вселенцев позволяет предполагать наличие стресса в период адаптации к новой среде обитания.

В акклиматизированных популяциях изученных видов не зафиксированы признаки инбредной депрессии даже при изначально малом количестве особей-основателей. Однако отдельные признаки близкородственного скрещивания присутствуют в виде одонтологических аномалий. Драйверами микроэволюционных процессов в порядке усиления их влияния в популяциях акклиматизированных видов выступают: 1) наследственные особенности животных, 2) новейшая история формирования популяций, 3) экологические особенности территории.

Исследования поддержаны РФФИ 14-04-97510.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ УЗКОГОЛОВЫХ КРЫС РОДА *STENOCEPHALEMYS*

Д.С. Костин^{1,2}, И.Ю. Баклушинская¹, Л.А. Лавренченко²

¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

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

ds.kostin@yandex.ru

Млекопитающие горных тропиков являются чрезвычайно интересными объектами для изучения процессов видообразования. Эволюционная история групп, эндемичных для изолированных горных систем, характеризуется интенсивными процессами адаптивной радиации. К таким группам относятся эндемичные для Эфиопии узкоголовые крысы рода *Stenocephalemys*. Виды этой группы строго приурочены к разным высотным поясам (лесной пояс – *S. albipes*, зона верещатника – *S. griseicauda*, афро-альпийский пояс – *S. albocaudata*). Оценка времени адаптивной радиации этой группы, датируемая возрастом в 2,5 млн. лет хорошо соотносится с геологическими данными, согласно которым именно в это время на территории Эфиопского нагорья возникли высокогорные луга и верещатники. Ранее показано, что эволюция узкоголовых крыс протекала главным образом путем классического аллопатрического видообразования вследствие сохранения отдельных популяций в изолированных рефугиумах (Lavrenchenko, Verheyen, 2006). В докладе рассмотрены особенности цитогенетической и молекулярно-генетической дифференциации отдельных популяций *Stenocephalemys*, населяющих изолированные горные массивы Эфиопского нагорья. Для отдельных видов узкоголовых крыс характерен устойчивый хромосомный полиморфизм.

Результаты цитогенетического анализа с использованием дифференциальной окраски хромосом показали, что внутривидовой хромосомный полиморфизм по X-хромосоме – присутствие как метацентрической, так и субметацентрической форм в кариотипах популяций *S. griseicauda* и *S. albocaudata* из массива Бале, связан с вариабельностью в размере гетерохроматиновых блоков. В докладе будут представлены результаты цитогенетических исследований популяций из других горных массивов, а также будет обсуждаться возможная адаптивная значимость данного признака. Полученные путем молекулярно-генетического анализа филогеографические паттерны использованы для реконструкции эволюционной истории отдельных видов и путей их расселения в послеледниковое время. Также в докладе будет обсуждаться потенциальная возможность как древней, так и современной гибридизации между видами. Обсуждается использование *S. albocaudata* в качестве модели для исследования генетической структуры специализированных обитателей афро-альпийской зоны, обладающих крайне ограниченным и фрагментированным ареалом. В северной части Эфиопского нагорья была обнаружена группа, характеризующаяся новым для рода значением диплоидного числа, а также формирующая отдельную кладу по результатам анализа мтДНК. Для определения таксономического статуса данной группы необходимо проведение дальнейших исследований.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03801).

МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD) В ПОВОЛЖЬЕ

А.А. Кузьмин¹, Р.В. Наумов², О.В. Чернышова², С.В. Титов²

¹Пензенский государственный технологический университет

²Пензенский государственный университет

kuzmin-puh@yandex.ru

В восточной части ареала крапчатого суслика (Ульяновской обл. и сопредельные территории) в 2011–2015 гг. было выявлено 29 поселений. Средняя плотность особей составила 4.4 ос/га, а численность – около 5000 особей. При сравнении этих данных со сведениями о былом распространении вида на начало XX века заметно значительное снижение числа поселений (в 2.5 раза) и падение численности особей в популяциях (в 2 раза). В целом, популяции *S.suslicus* находятся в депрессивном состоянии, а зона его распространения сильно фрагментирована.

С целью выявления метапопуляционной группировки популяций крапчатого суслика был проведен ML-анализ последовательностей ДНК по двум митохондриальным маркерам D-loop и Cyt b (MEGA 6) с использованием эволюционной модели НКУ+I. Проведенный анализ позволил объединить отдельные географически изолированные популяции в несколько группировок (метапопуляций) – G1 Центральную, G2 Юго-восточную, G3 Южную, G4 Северо-западную, G5 Северную. Внутри метапопуляций изменчивость фрагментов D-loop (n=59) и Cyt b (n=58) невелика и варьирует от 0.05 до 0.6% и от 0.11 до 0.59%, соответственно. Межпопуляционные различия по этому показателю значительно выше и перекрывает внутривидовую изменчивость – от 0.7 до 1.5% и от 0.4 до 1.2%, что свидетельствует о хорошей разрешающей способности этих маркеров для группировки географически разобщенных популяций.

Анализ гаплотипического разнообразия популяций вида по фрагменту D-loop (58 сиквенсов, DnaPS 4.0) выявил почти достоверные ($0.1 < p < 0.05$) отрицательные значения показателя Tajima D (-1.534), что свидетельствует о низких частотах редких гаплотипов, и указывает на возможный рост числа популяций и населения после прохождения состояния «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. Причинами такой популяционной ситуации являются большая естественная фрагментация среды и естественное падение численности, ведущее к снижению интенсивности обмена генетическим материалом между локальными популяциями вследствие снижения миграционной активности вида в регионе.

При анализе (Arlequin ver. 3.5) микросателлитных данных по трем маркерам Ssu16 (44 особи), Ssu17 (49 особей), STR1 (75 особей) были получены индексы стандартной и молекулярной изменчивости в популяциях (n=8) крапчатого суслика (число аллелей на локус (Na) – 3.96 ± 0.30 , ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) – от 0.722 до 0.333, наблюдаемая гетерозиготность (H_{obs}) – от 0.798 до 0.569, индекс аллельных «потерь» Garza-Williams на локус (G-W) – от 0.867 до 0.444 (0.675 ± 0.048), ожидаемая гомозиготность по локусу (иH) – от 2.597 до 1.538 (1.834 ± 0.121) и генное разнообразие по локусу (GD) – от 0.798 ± 0.551 до 0.569 ± 0.385), которые также указывают на проявление деструктивных популяционных процессов и потерю аллелей на микросателлитный локус (прохождение стадии «бутылочного горлышка»). Правдоподобие выделения метапопуляций крапчатого суслика по данным изменчивости мтДНК подтверждается микросателлитным анализом. Отмечается уменьшение аппроксимированных значений индексов фиксации гамет в их иерархическом ряду.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (№14-04-00301а) и Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2014–2016 год (проект 1315).

ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Л.А. Лавренченко

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

Из всех классов высших позвоночных феномен естественной гибридизации в наименьшей степени изучен у млекопитающих. До недавнего времени достаточно распространенным было представление о редкости подобных процессов в данной группе. Широкое применение методов молекулярной генетики в зоологических исследованиях в последние два десятилетия позволило выявить многочисленные свидетельства гибридизации между близкородственными формами млекопитающих. Тем не менее, поскольку подавляющее большинство проводимых исследований основано на весьма ограниченном числе анализируемых генетических маркеров, даже общие оценки частоты и размаха реального обмена генами между различными формами при естественной гибридизации остаются пока дискуссионными. Среди млекопитающих практически единственным примером подобной природной ситуации, детально и всесторонне изученной с использованием широкого набора разнообразных молекулярно-генетических методов, остается зона гибридизации между двумя полувидами домовых мышей (*Mus musculus* s.s. и *Mus domesticus*) в Центральной Европе. Исследования по этой и другим гибридным зонам позволили существенно расширить представления о многообразии связей процессов гибридизации и видообразования. Так, показано, что при определенных условиях взаимосвязанные процессы ограничения потока генов (за счет подавления рекомбинации) и “усиления” (“reinforcement”) изолирующих механизмов могут в достаточно короткие сроки привести к полной репродуктивной изоляции гибридизирующих форм. Очевидно, что именно такие работы могли бы составить эмпирическую основу для проверки интенсивно разрабатываемой в последнее время модели видообразования в присутствии потока генов (speciation-with-gene-flow model), исходящей из совместимости процессов гибридизации и дивергенции на определенной стадии становления видовой самостоятельности и репродуктивной изоляции. Также была показана возможность гибридогенного происхождения новых форм у млекопитающих – от хромосомных рас до самостоятельных видов. Развитие новых молекулярно-генетических методов и прочтение полных геномов ряда модельных видов открывают новые перспективы исследований гибридных зон млекопитающих. В частности, возможен целенаправленный поиск “генов видообразования” (speciation genes), т.е. генов, ответственных за формирование механизмов пре- и посткопуляционной изоляции в процессе видообразования. Перспективными представляются и молекулярно-генетические исследования паразитов в гибридных зонах млекопитающих. Немногие пока подобные исследования показали, что каждая из последних представляет собой “зону швов” (в понимании Чарльза Ремингтона), где встречаются и гибридизируют близкие формы паразитов. В подобных условиях “гонка вооружений” между хозяином и паразитом (по принципу Черной Королевы) может происходить не только (и не столько) “традиционным” путем, основанном на постепенном накоплении отдельных полезных мутаций, но и за счет процессов рекомбинации, что приводит к существенному увеличению темпов эволюционных преобразований. Поскольку это влечет за собой широкий спектр разнообразных эволюционных сценариев, подобные “зоны-матрешки” являются идеальным полигоном для исследования как процессов сопряженного видообразования у млекопитающих и их паразитов, так и некоторых других аспектов эволюции паразитизма.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03801).

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ВЫЯВЛЕНИЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.А. Лисовский¹, А.А. Савельев²

¹ Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова,

² Казанский (Приволжский) федеральный университет

andlis@zmmu.msu.ru

Выявление пространственной структуры вида является одной из классических задач систематики. Поиск таксонов подвидового ранга и пространственных границ между ними, выявление характера географической изменчивости проводятся в зоологической литературе более ста лет. Как ни странно, набор методов для решения такого рода задач достаточно консервативен и включает несколько выдержанных временем методов многомерной статистики. К сожалению, разрешающая способность этих методов не бесконечна, что проявляется в большом количестве «видов-двойников», «сложных групп» и т.п., особенно у мелких млекопитающих.

Возможно, в случае морфологических данных помочь решению проблемы может сочетание концепции морфопространства (Павлинов, 2008) и методов пространственного анализа. Концепция морфопространства позволяет рассматривать часть данных, лишенную возрастного или какого-либо иного тренда, маскирующего географическую изменчивость. Само по себе это часто становится решением проблемы. В остальных случаях, для выявления внутривидовой структуры имеет смысл учитывать пространственное положение выборок.

В докладе будут рассмотрены теоретические предпосылки использования пространственного анализа для биологических данных, обзор методов, которые были или могут быть использованы для выявления пространственной структуры видов. Отдельное внимание будет уделено несоответствию географической дистанции между популяциями и реальной проницаемости среды для животных, а также обзору методов, решающих эту проблему.

Самостоятельную проблему составляет изучение так называемых «барьеров», препятствующих свободному расселению животных. Чаще всего такие барьеры «назначают» произвольно, исходя из общих соображений или догадок предшественников. В то же время, методы экологического моделирования позволяют решать вопрос о непроницаемости того или иного физико-географического объекта на количественной основе.

Большинство методов пространственного анализа можно использовать как для морфологических, так и для молекулярно-генетических данных.

Работа частично поддержана грантом РФФИ 14-04-00163.

ПОЛИМОРФИЗМ ОЛЬХОНСКОЙ ПОЛЕВКИ В СВЯЗИ СО СТРУКТУРОЙ АРЕАЛА

Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, О.В. Чертилина, Е.П. Симонов

Институт систематики и экологии животных СО РАН

litvinov@eco.nsc.ru

Ольхонская полевка была описана в 1960 году, Н.И. Литвиновым, как новый ранее неизвестный подвид серебристой полевки (Litvinov, 1960). Позднее был установлен ее видовой статус (Павлинов, Россолимо, 1998; Павлинов и др., 1995; Павлинов, 2006) — *Alticola olchonensis* Litvinov, 1960. В ранних публикациях был примерно очерчен ареал полевки, выяснено, что он пространственно изолирован от территорий обитания других представителей рода *Alticola*. Систематическая принадлежность ольхонской полевки на сегодняшний день требует уточнения с учетом морфологических и молекулярно-генетических признаков (Бодров, Абрамсон, 2011; Павлинов, Лисовский, 2012).

Основной целью работы было изучение характера морфологической и генетической дифференциации между островными популяциями ольхонской полевки и оценка степени их изоляции.

Анализ существующих сборов и публикаций позволяет констатировать, что данная форма полевок имеет очень маленький ареал, который приурочен к реликтовым прибайкальским степям, находящимся в западном Прибайкалье. Территория обитания ольхонской полевки – скальные выходы и каменистые россыпи в Тажеранской степи (материковая популяция), на пяти островах пролива Малое Море и на острове Ольхон (островные популяции) (Литвинов и др., 2012).

Предварительный анализ изменчивости мтДНК (участка гена цитохрома b) позволил выявить внутривидовую дифференциацию между разными островными популяциями ольхонской полевки.

Анализ краниологических признаков и полиморфизма морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевок из разных популяций с применением различных методов одномерной и многомерной статистики выявил высокую степень вариабельности морфологических признаков у островных популяций (Литвинов и др., 2000). Межпопуляционная краниальная изменчивость популяций ольхонской полевки была исследована с помощью методов геометрической морфометрии. Выбранный подход позволил исследовать независимые от размеров переменные формы, получаемые путем суперимпозиции (Rohlf and Slice 1990). Установлено, что выборки полевок с разных островов хорошо дифференцированы. Межостровные отличия в форме черепа ольхонской полевки не следуют какой-либо общей тенденции и носят разнонаправленный характер. Близость островов определяет сходство условий обитания полевок, поэтому влияние физико-географических (экологических) факторов на наблюдаемые фенотипические различия у полевок разных островов, маловероятно. Также не обнаружено зависимости между фенотипическими дистанциями между островными выборками и расстоянием между островами, что свидетельствует об отсутствии регулярного обмена особями между островными популяциями.

Таким образом, межпопуляционные (межостровные) морфологические различия ольхонской полевки напрямую не связаны с влиянием факторов среды или географическим положением островов. При этом строгая изоляция препятствует регулярному обмену особями, а, следовательно, потоку генов. Поэтому можно полагать, что наблюдаемая картина межостровной изменчивости ольхонской полевки – результат стохастических микроэволюционных процессов, связанных с дрейфом генов.

Поддержано РФФИ № 14-04-00121-а.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ РЕАЛЬНОСТЬ ВИДА: ГНОСЕОЛОГИЧЕСКИЙ ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ФЕНОМЕНОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ.

В.Г. Маликов¹, Ф.Г. Голенищев¹
Зоологический институт РАН
malikovzin@mail.ru

Ни одна из известных видовых концепций не выдерживает тестирование на универсальность применительно к реальному пространственно-временному разнообразию форм жизни. Основная тому причина – несоответствие между образами по-разному формализованной реальности. Для выхода из этого кризиса нужно разграничить два понятия – “восприятие” и “рассмотрение”. Восприятие, в отличие от рассмотрения, не привязано к формированию или тестированию какой-либо обобщённой модели соответствующего объекта или феномена. Восприятие создаёт формализованные образы реальности, которые, на разных уровнях детализации, могут отличаться друг от друга вплоть до полной несопоставимости. В рамках научного сознания, восприятие, будучи неотделимым от рассмотрения, задаёт его “фокусировку” на разных уровнях детализации. Основной причиной сомнений в пространственно-временной дискретности вида является несоответствие заданного уровня рассмотрения объектов уровню их детализации. Для их преодоления требуется замена положения об “условности” таксономических границ вида во времени на понимание их “относительности”. В данном контексте условно то, что глобально не соответствует действительности, но чем, на достаточно локальном уровне, удобно оперировать как реальным. В свою очередь, относительно то, что явственно на глобальном уровне, но не воспринимаемо на локальном.

Эволюционная перестройка любой формы жизни – это переход из одной устойчивой фазы в другую через относительно эфемерное нестабильное состояние. Последнее определяет *относительную* пространственно-временную дискретность видов. Детальный сравнительный анализ выявляет *относительно* редкие случаи противоречивой дифференциации близкородственных элементов биоразнообразия по разным маркерам родства. Таксономически сомнительная форма может быть результатом: 1) одной из системно разрешённых внутривидовых трансформаций, 2) *относительно* редкого попадания в один и тот же “канал развития” генеалогически удалённых популяций (гемоплазия), 3) относительно редкого, несоответствия репродуктивного и морфо-экологического критерия вида. Таким образом, вид является не только инструментом нашего понятийного аппарата, но также соответствует реальным пространственно-временным феноменам.

ПОСТКОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ У ОБЩЕСТВЕННОЙ, ГРУППА «SOCIALIS», И ОБЫКНОВЕННОЙ, ГРУППА «ARVALIS», ПОЛЕВКАМИ

В.М. Малыгин¹, Ю.М. Ковальская², С.Н. Матвеевский³

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

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

³Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

vmalygin1@yandex.ru

В роде *Microtus* группы общественных, «socialis», и обыкновенных, «arvalis», полевков рассматривают как подродовые единицы, соответственно, *Sumeriomys* и *Microtus sensu stricto*. Несмотря на эволюционную близость, они четко различаются по экстерьеру, черепу и кариотипам. Кроме того, они географически замещают одна другую и расходятся по особенностям экологии.

В эксперименте они дают стерильных гибридов (Ковальская и др., 2014). Для выяснения полноты стерильности мы исследовали мейоз и гистологию семенников 4-х самцов, полученных от разных комбинаций скрещивания общественной, *M. socialis* (2n=62; NF=62) с полевками группы «arvalis»: закаспийской, *M. transcaspicus* (2n=52; NF=54), восточноевропейской, *M. rossiaemeridionalis* (2n=54; NF=56) и алтайской, *M. obscurus* (2n=46; NF=72). Оказалось, что не удалось обнаружить клетки на стадии профазы I мейоза в суспензии тестикулярной ткани гибридов. На гистологических препаратах семенников также не выявлен слой сперматогенного эпителия, у базальной мембраны семенных канальцев, обнаружены только клетки Сертоли. При чем наиболее бедным по числу клеток оказались самцы, полученные от сочетаний: самка *transcaspicus* x самец *socialis* и самка *rossiaemeridionalis* x самец *socialis*, а содержимое канальцев гибридов от самки *socialis* x самца *rossiaemeridionalis* и самки *socialis* x самца *obscurus* оказалось несколько богаче (кроме клеток Сертоли обнаружены крупные эпителиальные клетки), что, вероятно, коррелирует с размерами и весом семенников.

Итак, исследование гибридных семенников подтвердило блокаду сперматогенеза на самых ранних этапах. В онтогенезе гибридов в соматических тканях и органах реализуются оба генома родителей, а патология затрагивает только формирование сперматогонимальных стволовых клеток. Следовательно, посткопуляционные механизмы надежно изолируют виды общественных и обыкновенных полевков.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00339).

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ ДОМОВОЙ МЫШИ *MUS MUSCULUS* В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

А. Н. Мальцев¹, В. В. Стахеев², А. С. Богданов³, Е. С. Фомина², Е. В. Котенкова¹

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

²Институт аридных зон Южного научного центра РАН

³Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

mus-musculus@yandex.ru

Домовая мышь *Mus musculus* – широко распространенный политипический синантропный вид, ареал которого охватывает Восточную Европу и значительную часть Азии. В настоящей работе была исследована восточная часть ареала *M. musculus*. Цель работы состояла в анализе филогенетических связей и филогеографической структуры внутривидовых форм *M. musculus* по данным изменчивости контрольного региона мтДНК. Материал (96 домовых мышей, относящихся к виду *M. musculus*) собран на территории России, Молдовы, Армении, Азербайджана, Казахстана и Туркменистана. В результате филогенетического анализа в пределах вида *M. musculus* выявлено три филогруппы, образующие на филогенетическом дереве отдельные кластеры и подкластеры. Филогруппа А включает гаплотипы из Армении (г. Ереван) и один гаплотип, обнаруженный у 7 образцов из г. Москвы. Возможно, совместная кластеризация особей из г. Москвы с экземплярами из Закавказья в группе А может быть связана с особенностями расселения *M. musculus*. Показано, что расселение *M. musculus* происходило с юга-востока Прикаспийской низменности двумя отдельными линиями (Boursot et al., 1994; Guinet, Bonhomme, 1996). Одна из них двигалась на северо-запад Восточной Европы, другая, обогнув Каспийское море с севера, и пройдя через Русскую равнину, достигла Кавказа и проникла на территорию Закавказья. В филогруппу В входят гаплотипы домовых мышей из Восточного Казахстана (Нарымский хребет, окрестности озера Зайсан, Прибалхашье), и одной особи из г. Нальчика. Известно, что Восточный Казахстан входит в ареал подвида *M. m. wagneri* (Лавренченко, 1994; Коробицина, Якименко, 2004). Представители *M. m. wagneri* из разных частей ареала не образовали единую филогруппу и генетически оказались очень разнородными. Так, образцы из terra tirica (дельта Волги, г. Астрахань) и из Средней Азии (Казахстан, Туркменистан) входят в разные группы. В филогруппу С входят подкластеры: состоящий только из гаплотипов *M. musculus* из г. Ишима (Западная Сибирь); включающий гаплотипы с западной границы ареалов *M. m. wagneri* и *M. m. musculus* (Волгоградская область); отдельно выделяющийся гаплотип из Туркменистана (г. Сейди). Филогенетическая связь разных внутривидовых форм *M. musculus* в данном кластере может быть связана как с их гибридизацией, так и с особенностями расселения по территории Восточной Европы, Сибири и Средней Азии. Гаплотипы с большей части ареала *M. musculus* (Молдова, европейская часть России – от Санкт-Петербурга до Северного Кавказа, Азербайджан, Казахстан, Туркменистан) достаточно неоднородны и некоторые из них уникальны. Такая ситуация характерна и для других синантропных видов домовых мышей (Suzuki et al., 2013). Поддержано грантом Президента РФ № МК-3909.2015.4.

АНАЛИЗ ПРОФАЗЫ I МЕЙОЗА У СЛЕПЫШЕЙ *NANNOSPALAX* ИЗ ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ “МИИЛИЯ” (ИЗРАИЛЬ)

С.Н. Матвеевский¹, Е.Ю. Иваницкая², В.Е. Спангенберг¹, О.Л. Коломиец¹

¹Институт общей генетики им Н.И. Вавилова РАН

²Институт эволюции, Университет Хайфы, Израиль
sergey8585@mail.ru

Средиземноморские слепыши (*Nannospalax*, Spalacidae, Rodentia) характеризуются широкой хромосомной изменчивостью. У *N. ehrenbergi* сейчас известно 18 хромосомных рас (цитотипов), 4 из которых обитают на территории Израиля. Цитотипы с $2n=60$ и $2n=58$, как и цитотипы с $2n=54$ и $2n=52$ отличаются друг от друга одной Робертсоновской транслокацией (Rb), а наиболее цитогенетически дивергировавшие цитотипы с $2n=52$ и $2n=58$ отличаются друг от друга 10-ю разными хромосомными перестройками. Ширина гибридных зон (ГЗ) между цитотипами положительно скоррелирована с шириной ареалов и отрицательно – с уровнем цитогенетической дивергенции. Для изучения процессов, ведущих к репродуктивной изоляции разнохромосомных форм наиболее интересна ГЗ между цитотипами с $2n=52$ и $2n=58$ в Верхней Галилее (окрестности поселка Миилия), где к настоящему времени найдены гибриды разных поколений с диплоидными наборами от 50 до 60. Однако до сих пор практически отсутствуют данные о поведении хромосом в мейозе у исходных форм и их гибридов.

Мы изучили синаптонемный комплекс (СК) у цитотипа с $2n=52$ и гибридных слепышей с $2n=55$ и $2n=58$. Наши исследования основаны на электронно-микроскопическом и иммуноцитохимическом изучении СК.

У исходной формы с $2n=52$ на стадии пахитены выявлены 25 аутосомных СК и половой (XY) бивалент. 15 СК были сформированы мета- и субметацентриками, 10 СК – акроцентриками, что соответствует соматическому кариотипу этого цитотипа. Между X и Y-хромосомами выявлен протяженный участок СК, в структуре которого формировался один MLH1-сигнал. Как правило, X-хромосома (в отличие от Y) утолщена, что отчетливо видно, как при иммуноокрашивании антителами к белку осевого элемента SCP3, так и при контрастировании СК с помощью $AgNO_3$. В средней пахитене XY-бивалент смещается на периферию мейотического ядра и формирует типичное половое тельце, хроматин которого интенсивно иммуноокрашивался антителами к гистону γ -H2AX. У 55-хромосомного гибрида выявлены 25 СК, один СК-тривалент и половой (XY) бивалент. На стадии ранней пахитены, как правило (но не всегда), XY-бивалент выселен на периферию ядра, однако не все хромосомы синаптированы полностью. У 58-хромосомного гибрида выявлены 25 СК-бивалентов, 2 СК-тривалента и половой (XY) бивалент, который со стадии средней пахитены смещен на периферию ядра. По два-три СК-бивалента значительно утолщены по сравнению с СК других аутосом и окружены облаком гистона γ -H2AX. Возможно, гомологи еще не успели синаптировать в силу нарушения архитектоники ядер у гибридов или, что, вероятнее, хромосомы в таких бивалентах гомологичны только частично.

Важно, что у гибридов с $2n=55$ и $2n=58$ обнаружены сформированные сперматозоиды. Признаки пахитенного ареста выявлены лишь в единичных ядрах. В таких ядрах половое тельце не формировалось, наблюдались ассоциации аутосом с XY бивалентом. Наши данные, а также разнообразие кариотипов и характер распределения гибридов в ГЗ позволяют сделать вывод о том, что между цитотипами $2n=58$ и $2n=52$ еще не сформированы непреодолимые цитогенетические репродуктивные барьеры. Проблема репродуктивной изоляции этих форм слепышей требует дальнейшего исследования.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума Российской академии наук “Живая природа”, подпрограмма “Динамика и сохранение генофондов”.

АКУСТИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ДВУХ ХРОСОМНЫХ РАС КРАПЧАТОГО СУСЛИКА

В.А. Матросова¹, С.В. Проявка², Л.Е. Савинецкая³, О.Н. Шекарова³, О.В. Сибирякова⁴, М.Ю. Русин⁵, А.В. Рашевская⁵, А.В. Чабовский³

¹ Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН

² Липецкий государственный педагогический университет

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

⁴ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

⁵ Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН, Киев

v.matrosova@gmail.com

Непреодолимые географические барьеры способствуют внутривидовой дивергенции. Род *Spermophilus* характеризуется заметными различиями в структуре крика тревоги, что позволяет использовать данный фенотипический признак для биоакустической идентификации видов (Никольский, 1984). Совмещение молекулярно-генетического и биоакустического подходов позволяет соотнести различия в акустических сигналах не только с географической, но также и с генетической дистанцией между популяциями и подвидами. Крапчатый суслик – единственный представитель рода, для которого известны две хромосомные расы, граница между которыми проходит по реке Днепр: к западу распространена кариотипическая раса $2n=36$, $NF=72$, к востоку – $2n=34$, $NF=68$. Вопросы о степени дивергенции двух рас и целесообразности дробления вида остаются открытыми (Загороднюк, Федорченко, 1995; Ermakov et. al., 2014). Целью работы было проверить, поддерживает ли биоакустический метод разделение крапчатого суслика на два отдельных вида, соответствующих двум хромосомным расам, а также установление корреляций между географической и генетической дистанциями и структурными особенностями звуков. Мы сравнили структуру крика тревоги по комплексу акустических параметров и полиморфизм полного контрольного региона мтДНК (998-1002 п.н.) у 90 взрослых особей из 6 природных популяций: 3 с востока и 3 с запада от Днепра, по 15 сусликов из каждой популяции. По строению контрольного региона все особи разделились на две четкие группы, соответствующие хромосомным расам. Восточные популяции показали низкое генетическое разнообразие как по количеству выявленных гаплотипов (5 на востоке, 21 на западе), так и по нуклеотидному разнообразию ($p=0.003$ на востоке, $p=0.011$ на западе). Генетические различия (K2P-distance) между особями западной и восточной хромосомной рас составили 4.6%, что меньше межвидового уровня для данного маркера. Акустические данные также подтвердили скорее подвидовой, чем видовой статус двух рас: мы не обнаружили различий в общем акустическом рисунке между «восточными» и «западными» сусликами. Крики тревоги особей из разных популяций могли быть разделены только по комплексу параметров, наиболее важной была длительность крика. Множественная корреляция трех матриц между 6 популяциями (тест Мантеля) показала высоко достоверную положительную корреляцию между генетической и географической дистанциями ($r=0.97$, $p<0.001$), а также достоверные корреляции как между акустической и генетической ($r=0.66$, $p<0.01$), так и между акустической и географической дистанциями ($r=0.74$, $p<0.01$). Генетические различия между популяциями постепенно увеличивались по мере увеличением расстояния между ними, и акустические различия показали ту же закономерность, это может говорить о ведущей роли дрейфа генов в их формировании. Наши данные поддерживают традиционную систематику, рассматривая хромосомные расы как два подвида, *S.s. guttatus* и *S.s. odessanus*, соответственно (Огнев, 1947; Wilson, Reeder, 2005).

Работа поддержана грантом РФФИ № 15-34-20589.

**ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ И ПУТИ СТАНОВЛЕНИЯ ИЗОЛИРУЮЩИХ
МЕХАНИЗМОВ В РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ГИБРИДНЫХ ЗОНАХ (НА ПРИМЕРЕ
ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК НАДВИДОВОГО КОМПЛЕКСА *MICROTUS
ARVALIS*)**

**Т.А. Миронова¹, М.И. Баскевич¹, Д.М. Кривоногов², С.Г. Потапов¹,
Л.А. Лавренченко¹**

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

²Арзамасский филиал ННГУ им. Н.И. Лобачевского
talmir84@mail.ru

Широко распространенные в Европейской части России полувиды обыкновенной полевки *M. arvalis* s.s. и *M. obscurus* характеризуются парапатричными ареалами. Граница между этими двумя формами, протянувшаяся в меридиональном направлении через несколько природных зон, предоставляет уникальную возможность для изучения процессов гибридизации, интрогрессии и интенсивности потока генов в разновозрастных зонах гибридизации.

На данный момент известны четыре участка гибридной зоны между обыкновенными полевыми: протяженный участок шириной около 10 км во Владимирской области (Golenishev et al, 2001; Булатова и др, 2007; Лавренченко и др., 2009), локальные гибридные популяции в Липецкой и Курской областях (Баскевич и др., 2012) шириной менее 2 км, а также недавно обнаруженная нами популяция в Нижегородской области. Южный участок располагается в лесостепной зоне и, по всей видимости, образовался вскоре после отступления ледников, тогда как расселение в северо-восточном направлении, в зону смешанных и широколиственных лесов, осуществлялось вслед за антропогенной трансформацией данной территории и образованием больших участков открытых биотопов.

Все изученные гибридные популяции характеризуются дефицитом гетерозигот, что согласуется с моделью динамического равновесия (зоны напряжения), согласно которой стабильность гибридной зоны объясняется балансом между иммиграцией родительских видов в гибридную зону и отбором против гибридов (Майр, 1968; Barton, Hewitt, 1985; Боркин, Литвинчук, 2013).

Для северного участка гибридной зоны характерно преобладание особей с рекомбинантным генотипом и дефицит обеих родительских форм. На южном участке отмечается превалирование особей одной из родительских форм (*obscurus*) и дефицит другой (*arvalis*). Рекомбинантные особи распределены неравномерно, в Липецкой гибридной популяции отмечается дефицит таких особей, тогда как в Курской их количество сопоставимо с родительской формой *obscurus*. Для всей гибридной зоны отмечается ассиметричная интрогрессия цитогенетических и молекулярно-генетических маркеров. Предполагаемая разновозрастность «южного» и «северного» участков гибридной зоны открывает возможности для исследования временной динамики процессов интрогрессивной гибридизации. Результаты сравнительного исследования генетической структуры разновозрастных зон гибридизации между одними и теми же формами позволят провести эмпирическую проверку гипотезы “усиления” репродуктивных барьеров в зонах вторичного контакта.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03801).

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СТЕПНОГО СУРКА В ПРАВОБЕРЕЖЬЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Р.В. Наумов¹, А.А. Кузьмин², С.В. Титов¹

¹Пензенский государственный университет

²Пензенский государственный технологический университет

www.naumov_roman@mail.ru

Изучение генетической структуры ареала степного сурка (*Marmota bobak* Мылл) является трудной исследовательской проблемой. Это связано с проводившейся в России в 70-е годы крупномасштабной реакклиматизацией байбака. В результате заселения большим количеством особей, порой из значительно удаленных от места выпуска материнских поселений, генофонд большинства колоний был значительно искажен. Оценить его состояние практически невозможно, как и невозможно выявить внутривидовые причины падения численности байбака, наблюдавшегося в XX веке. С широким внедрением в практику молекулярно-генетических методов стало возможным вернуть потерянную информацию, а при помощи генетической статистики, выявить особенности генетической структуры современной области обитания степного сурка.

Для анализа генетической структуры и генетического разнообразия пространственно подразделенных популяций сурков и их отдельных поселений использовали митохондриальные (D-loop, 1063 пн, $n=23$ и Cyt b, 1013 пн, $n=17$) и микросателлитные (IGS-bp, $n=77$) маркеры. Полученные последовательности фрагментов мтДНК проанализированы с помощью пакета программ MEGA 6.06, DnaSP 4.10 и Network 4.6.1.3. На основе частотных распределений микросателлитных аллелей проведен анализ генетической структуры популяций и отдельных поселений при помощи многоуровневой F-статистики (показатели инбридинга, индекс фиксации, показатели гетерозиготности и стандартные показатели разнообразия и изменчивости)(Arleqin 3.11).

Были получены следующие результаты:

1) Проведенный анализ нуклеотидных последовательностей D-loop методом ML позволил произвести кластеризацию поселений из географически изолированных точек в несколько групп – GR1 и GR3 – реликтовые поселения степного сурка с генетически сходными дочерними поселениями и GR2 – дочерние поселения, сформировавшиеся после реакклиматизационных мероприятий. Было выделено 15 гаплотипов. Проведенный D Tajima-тест указывает на возможный рост числа популяций и населения после прохождения «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. Этот вывод достаточно хорошо соотносится с «реакклиматизационной» историей восстановления ареала степного сурка в Поволжье. Построенная медианная сеть содержит две гаплотипические группы поселений сурков, объединяющие как материнские, так и образованные в результате реакклиматизации, дочерние поселения.

2) Анализ нуклеотидных последовательностей Cyt b методом ML позволил объединить поселения из географически изолированных точек только в две группы – GR1 – дочерние поселения, сформировавшиеся после реакклиматизационных мероприятий и GR2 – реликтовые поселения степного сурка с генетически сходными дочерними поселениями.

3) Проведенный анализ микросателлитной ДНК по одному локусу показал, что большинство поселений сурков стабильны ($G-W_{\text{mod}}=0.588$) и изолированы, а поток генов между ними незначителен ($F_{\text{ST}}=0.55$).

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (№14-04-00301 а, №15-34-50228 мол_нр) и Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2014–2016 год (проект 1315).

ХРОНОВИДЫ ИСКОПАЕМЫХ ЛОСЕЙ: ИЛЛЮСТРАЦИЯ К ДИСКУССИИ О ХРОНОТАКСОНАХ

П.А. Никольский

Геологический институт РАН

wberingia@gmail.com

«Tempora mutantur, et nos mutamur in illis»
– времена меняются и мы меняемся в них.

Хронотаксоны, безусловно полезный инструмент биостратиграфии, обычно отвергают на основании априорной неполноты палеонтологической летописи, но не принципиальной невозможности хронотаксонов как таковых. Следуя этой логике выявление групп, для которых возможно доказать преобладание филетической эволюции над дивергентной должно привести к заключению о существовании хронотаксонов. При этом критически важно, чтобы имелись точные данные о пространственно-временном распространении ключевых форм и ясные критерии морфологической дифференциации таких таксонов. Среди позднекайнозойских млекопитающих почти идеальной в этом смысле группой являются лоси (*Alceini*, *Cervidae*). Представители *Alceini* населяли на протяжении не менее 2,5 миллионов лет большую часть северной Палеарктики и не менее 800 тысяч лет север Северной Америки. Эта триба состояла из короткоживущих широкоареальных таксонов, образующих слабоветвящиеся филетические ряды. Она включает от 2 до 5 родов и до 12 таксонов более низкого ранга, большинство из которых мы считаем хроновидами или хроноподвидами – морфологическими таксонами сменявшимися друг друга во времени по всему огромному ареалу.

Развитие группы в Евразии и в берингийской части Северной Америки происходило почти исключительно филетически. Магистральная линия, прослеживающаяся от 2,5 миллионов лет до настоящего времени, состоит из хронотаксонов, последовательно возникавших в ответ на постепенное глобальное похолодание и, особенно, циклические изменения климата большой амплитуды последней трети плейстоцена (в объеме 2,6 млн. лет): *Cervalces (Libralces) minor* – *C. (Libralces) gallicus* – *C. (Libralces) sp.* – *C. (Libralces) carnutorum* – *C. (Latifrons) amplicontus* – *C. (Latifrons) alaskensis* – *C. (Latifrons) latifrons* – *C. (Latifrons) sp.* – *Alces brevirostris* – *A. Americanus* – *A. alces*. Около 800 тысяч лет назад от главного ствола ответвилась американская ветвь, все немногочисленные представители которой мы относим к подроду *Cervalces (Cervalces)*. Ветвь *Cervalces (Cervalces)* формировалась независимо во внеберингийской Северной Америке в условиях изоляции Лаврентийско-Кордильерским ледниковым барьером. Эндемичная американская линия пресеклась на рубеже плейстоцена и голоцена – вымер последний ее представитель *Cervalces scotti*, не выдержавший конкуренции с *Alces americanus* – более прогрессивным вселенцем из Евразии. Не древнее 15 тысяч лет назад, происходит последняя дивергенция *Alceini* – ответвляется *Alces alces*, существующий в настоящее время параллельно с *A. americanus*.

Уточненная палеонтологическая летопись лосей убеждает нас в том, что не верно отрицать хронотаксоны лишь на том основании, что «вероятность наблюдения происхождения и развития видовых таксонов геологического прошлого значительно меньше, чем для современных таксонов» (Коробков, 1970).

ПРИЧИНЫ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ЗОН ИНТЕРГРАДАЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В.Н. Орлов

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

orlovvic@yandex.ru

В последние десятилетия значительно увеличилось число известных зон контакта и гибридизации не только хромосомных, но и молекулярных форм, филогрупп. Современные гибридные зоны млекопитающих умеренных областей Европы формировались при вторичном контакте ранее изолированных популяций (Hewitt 1996) в период трансформации фаун последнего ледниковья. Связь между перестройкой внутривидовой структуры и сменой фаун очевидна для видов с развитой сетью узких зон интерградации, таких как обыкновенная бурозубка. Трансформации фаун происходили и в позднем плейстоцене о чем свидетельствует, например, разрыв ареала фауны «уральского варианта перигляциальной тундро-лесостепи» в Восточной Европе в период максимума последнего ледниковья (LGM) (Маркова, Пузаченко 2008). Именно в период этой трансформации мог произойти разрыв ареалов таких близких хромосомных рас как Новосибирск и *Białowieża*. Только перестройкой структуры вида в процессе смены фаун в позднем плейстоцене можно объяснить идентичность некоторых хромосомных рас Англии и Северо-восточной Европы, Западных Альп и Верхней Волги и др. (Орлов и др. 2004, 2008).

Причины стабильности зон интерградации обсуждаются все последние десятилетия. Предлагались различные объяснения, в частности, гипотеза «напряженной зоны» (Barton, Hewitt 1985) или загадочной «генетической изоляции» в зонах контакта филогрупп (Baker, Bradley 2006).

Впервые показано, что узкие зоны интерградации хромосомных рас обыкновенной бурозубки поддерживаются не «генетической изоляцией», а наследуемыми формами поведения, ассортативным скрещиванием исходных форм (Орлов и др. 2012, 2013 а, б). Даже небольшое понижение приспособленности, всего на 1%, дает значительное преимущество в отборе конкурентам (Орлов, Малашкин 2009). Поэтому для формирования отбором поведенческой изоляции в зонах интерградации достаточно такого понижения плодовитости гибридов, которое само по себе не обладает заметным изолирующим эффектом. Действительно, в узких гибридных зонах показано небольшое понижение плодовитости гибридов (Banaszek et al. 2000; Borodin 2008). Именно такой путь видообразования вероятен для этологически изолированных видов, гибриды которых вполне плодовиты.

Поведенческая изоляция может рассматриваться в качестве универсального механизма длительного сохранения узких гибридных зон и видообразования. Гибридные зоны обыкновенной бурозубки с индексом изоляции 0,5 ограничивают распространение хромосомных и некоторых морфологических признаков (Орлов и др. 2013 а), но не задерживают нейтральные молекулярные признаки (Horn et al. 2012; Григорьева и др. 2012, 2015). Нарастание поведенческой изоляции в зонах контакта хромосомных рас (индекс изоляции 0,8) прерывает поток нейтральных генов и приводит к изоляции исходных рас, видообразованию, даже при сохранении некоторой доли гибридов и вероятности редкой интрогрессии.

Узкие зоны интерградации – защита вида от разрушающей гибридизации и начальный этап видообразования. Формируя ассортативное скрещивание отбор уменьшает долю гибридов и убирает гибридных рекомбинантов (таких как WART) из дальнейшего эволюционного процесса. Напротив, широкие зоны интерградации возникают в тех случаях, когда приспособленность гибридов и исходных форм не отличается. Такие зоны не обладают эффектом изоляции, а гибридные рекомбинанты могут стать источником нового формообразования, например, новых хромосомных рас.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНОМА И СТРУКТУРА ВИДА У ПОЛЕВОЙ МЫШИ *APODEMUS AGRARIUS PALLAS*, 1771: РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

М. В. Павленко¹, В. В. Переверзева²

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

² Институт биологических проблем Севера ДВО РАН

mv_pavlenko@mail.ru

Полевая мышь (*Apodemus agrarius Pallas*, 1771) – широко распространённый в Палеарктике и местами многочисленный вид грызунов. Транспалеарктический ареал вида представлен двумя обширными изолированными массивами – Европейско-Сибирско-Казахстанским и Дальневосточно-Китайским. Как объект генетического исследования полевая мышь вовлечена в филогеографический анализ недостаточно. Получены интересные, неоднозначно интерпретируемые данные (Suzuki et al., 2008; Sakka et al., 2010), свидетельствующие об экспансии вида на запад из Восточной Азии и вероятном существовании нескольких плейстоценовых рефугиумов в Азии. Исследованы популяции юга Корейского п-ова и островов прилегающего шельфа. Показана существенная дифференциация для островных изолятов (Koh et al., 2000; Yoon et al., 2004; Oh et al., 2013, Koh et al., 2014) и относительно слабовыраженная между континентальными подвидами Корейского п-ова и Северо-Восточного Китая (Koh et al., 2011). Исследование как ядерного, так и митохондриального геномов позволило выявить высокий уровень генетической изменчивости у этого вида на юге Дальнего Востока России, в том числе в Приморском крае (Павленко, 1997; Атопкин и др., 2007; Засыпкин и др., 2007; Докучаев и др., 2008; Sakka et al., 2010). На основе картины филогеографии, полученной при анализе изменчивости гена цитохрома *b*, предложена гипотеза, согласно которой материковые популяции юга Дальнего Востока России могут рассматриваться как ключевые в поддержании высокого генетического разнообразия и диверсификации для этого вида (Sakka et al., 2010).

Нами исследована изменчивость фрагмента гена цитохрома *b* (742 п.н.) у полевой мыши юга Приморского края (Переверзева, Павленко, 2014). Для 89 экземпляров из 4 локальных выборок обнаружено 36 гаплотипов. Рассчитаны индексы молекулярного разнообразия. Показан высокий уровень гаплотипического (H) и нуклеотидного (p) разнообразия. Выявлена сложная генетическая структура полевой мыши в регионе. Топология филогенетического дерева, а также генеалогия гаплотипов позволяют предположить, что популяция полевой мыши Приморского края происходит от трех сублиний. Отсутствие разделения субкластеров по территориальному признаку среди исследованных выборок, минимальное и максимальное расстояния по прямой между которыми составляют 40 и 150 км, свидетельствует о расселении потомков трех генетических ветвей по всей территории юга Приморского края. Эта картина, вероятно, может отражать позднюю историю формирования ареала полевой мыши в регионе, происходившего в голоцене и связанного с возникновением оптимальной среды обитания этого вида в эпоху становления и развития земледелия.

Таким образом, наши данные подтверждают литературные и позволяют полагать, что в настоящее время юг Приморского края может рассматриваться как один из центров поддержания высокого генетического разнообразия полевой мыши *A. agrarius*.

Необходим филогеографический анализ по всему ареалу, сравнение западного и восточного изолятов. В восточной части перспективным является анализ изменчивости в изолированных островных популяциях шельфа Японского моря, в недавно возникших интродуцированных популяциях, в т.ч. удаленных на тысячи километров от основного ареала (Магаданская область) а также в краевых популяциях расширяющегося ареала в Приморье и Забайкалье.

РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И РЕПРОДУКТИВНЫХ БАРЬЕРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С.В. Павлова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
swpavlova@mail.ru

Проблема вида является одной из самых актуальных в современной биологической науке и представления о многоуровневом подразделении вида, образовании и взаимодействии разноранговых внутривидовых форм составляют основу этого широко обсуждаемого в мировой литературе вопроса (Heu 2009).

Самостоятельные внутривидовые группировки могут быть обнаружены по достоверным различиям частот признаков, а в случае контакта парапатричных форм, обладающих маркирующим признаком, образуются клины поведенческих, морфологических, или генетических признаков. К настоящему времени известно немало примеров формирования гибридных зон между парапатричными формами различных иерархических уровней, которые вызывают интерес у исследователей (Shurtliff 2013; Taylor et al., 2015). Эти зоны позволяют в «естественных условиях» изучать различные факторы, которые могут влиять на формирование той или иной структуры вида и механизмы, которые могут поддерживать эту структуру.

Одним из модельных видов для исследования подобных эволюционных вопросов является мелкое млекопитающее из семейства Землеройковых, а именно обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. Этот вид обладает уникальным размахом кариотипической изменчивости и подразделен на несколько десятков (известно 74) внутривидовых парапатрических форм, которые называются хромосомными расами, каждая из которых маркирована определенным сочетанием хромосомных плеч в кариотипе. В местах контакта популяций различных рас обнаруживаются гибридные кариотипы, свидетельствующие о скрещивании в природе двух кариотипически различных особей. В настоящее время известно порядка 30 межрасовых гибридных зон, в которых проводились исследования пространственно-генетической структуры и различных факторов, способствующих или препятствующих ограничению потока генов между популяциями контактирующих рас.

Возникновению репродуктивной изоляции между хромосомными расами *S. araneus* может способствовать снижение фертильности гибридного потомства, и этому вопросу посвящен ряд исследований. Однако авторы приходят к общему выводу, что гибридные самцы у *S. araneus* не являются полностью стерильными, даже несмотря на большое число хромосомных перестроек в кариотипе. С помощью современных иммуноцитохимических методов и целого ряда специфических антител мы исследовали ход мейотических делений у природных гибридов с разным количеством Rb-метацентриков в кариотипах и тоже не обнаружили фактов полной стерильности самцов (Pavlova et al., 2008; Matveevsky et al., 2012).

Обособленность внутривидовых форм и накопление генетических различий между ними (как следствие или как причина?) может быть обусловлена наличием каких-либо экологических или физико-географических барьеров, препятствующих расселению особей. В случае обыкновенной бурозубки это могли бы быть реки, однако было показано, что даже крупные реки не ограничивают расселение этих зверьков и одна и та же раса обитает на обоих берегах таких рек как Кама, Вычегда и т.п. (Shchipanov, Pavlova 2013; Калинин, Куприянова, 2014).

Таким образом, в иерархическом структурировании вида у *S. araneus* остается еще много не изученных вопросов, ответы на которые мы пытаемся найти в своих исследованиях.

Работа поддержана грантами Президента РФ для поддержки молодых ученых (МК-4496.2015.4) и РФФИ (15-04-04759).

УЗКОЧЕРЕПНАЯ ПОЛЕВКА (*LASIPODOMYS GREGALIS*) – ВИД ИЛИ КОМПЛЕКС ВИДОВ? ДАННЫЕ ГЕНЕТИКИ, МОРФОЛОГИИ И ГИБРИДИЗАЦИИ

Т.В. Петрова, Н.И. Абрамсон
Зоологический институт РАН
p.tashka@inbox.ru

На основе анализа мт гена *cytb* у узкочерепной полевки *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* была выявлена глубокая внутривидовая дифференциация и выделено четыре генетические группы (Petrova et al., 2015). Группа А занимает территорию Ямала, Урал, юг Западной Сибири, Западную Монголию, Алтай, Тянь-Шань, Северную и Центральную Якутию, группа В простирается от Юго-Восточной границы Тувы через Северную Монголию и Забайкалье до Амурской области, группа С занимает локальный участок в Восточной Туве, группа D ограничена территорией Восточной Монголии и Юго-Восточного Забайкалья. Группы отличаются друг от друга на 6-11% по *cytb*, что является крайне высоким показателем для внутривидового уровня.

Самой генетически удаленной оказалась группа D. Генетическая дистанция в 11% навела на мысль о наличии по крайней мере двух криптических видов в рамках *L. gregalis*. Для проверки гипотезы о видовой самостоятельности полевок из Юго-Восточного Забайкалья мы провели ряд анализов, включающих 1) анализ шести консервативных ядерных генов (BRCA, GHR, P53, LCAT, IRBP и VWF), 2) морфологический анализ, 3) экспериментальную гибридизацию.

Анализ ядерных генов также подтвердил обособленное положение группы.

Полевки группы D не отличаются от представителей географически соседней группы В по стандартным промерам черепа (Lissovsky et al., 2013). Морфологический анализ жевательной поверхности зубов выявил заметные отличия между группами. Типичной для узкочерепной полевки является усложненная форма МЗ – её демонстрируют представители групп А и В. Группу D отличает упрощенное строение верхнего МЗ, причем такое строение зуба свойственно для предковых форм узкочерепной полевки. Нижний m1 при этом характеризуется продвинутым морфотипом. Сочетание упрощенных и продвинутых признаков по сравнению с основными тенденциями развития зубной дифференциации *L. gregalis* может свидетельствовать о наличии отдельной линии, ответвившейся от основного ствола рода *Stenocranius* не позднее раннего плейстоцена.

Наличие репродуктивной изоляции проверялось в серии экспериментов. При скрещивании представителей группы D с представителями номинативного подвида (клада А) не удалось получить ни одного выводка, однако животные были проверены на плодовитость и успешно дали потомство внутри своих генетических групп. Результаты, полученные в прямом и реципрокном вариантах скрещивания полевок в комбинациях АВ и ВD оказались различны. В опытах с самками формы В были получены крупные выводки жизнеспособных детенышей. Напротив, у самок А и D отмечены малочисленные выводки и/или детеныши погибали в раннем возрасте.

По результатам всех проведенных анализов можно утверждать о видовой самостоятельности группы полевок из Юго-Восточного Забайкалья. Поскольку типовая территория ранее описанного подвида *L. g. raddei* включает в себя территорию распространения клады D, а принадлежность лектотипа и паралектотипов подвида к группе D была проверена с использованием коротких фрагментов *cytb*, то криптическому виду следует присвоить имя *Lasiopodomys raddei*. Для выяснения таксономического статуса групп В и С требуются дополнительные исследования.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СОНИ-ПОЛЧКА *GLIS GLIS* L. (GLIRIDAE) РУССКОЙ РАВНИНЫ И КАВКАЗА

Ю. В. Попова

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

JuliaPopova10@yandex.ru

Сведения о таксономической структуре сони-полчка, *Glis glis* L., Кавказа крайне противоречивы (Огнев, 1947; Шидловский, 1976), а географическая изменчивость черепа не описана. В последние годы появились сведения о генетической дифференцировке популяций полчка по ареалу вида (Ньмер *et al.*, 2010; Helvacı *et al.*, 2012; Naderi *et al.*, 2013) и диагностических различиях формы коренных зубов полчков Балкан и Малой Азии (Турции) (Helvacı *et al.*, 2012). Мы продолжили исследования географической изменчивости формы коренных зубов полчков Русской равнины и Кавказа и сопоставили полученные данные с противоречивыми сведениями о таксономической структуре вида.

Для характеристики формы снашивающейся поверхности коренных зубов использована математическая переменная, центроидный размер, позволяющая оценить достоверность различий формы объектов по средним (M) значениям для каждой выборки, а также стандартному отклонению (s) и ошибке среднего (m). Исследованы выборки черепов из пяти регионов: бассейн Днепра ($n=20$), Западный Кавказ ($n=20$), Закавказье ($n=20$), Малый Кавказ ($n=5$) и Иранское Нагорье ($n=20$) из коллекции ЗММГУ. Для анализа выбраны черепа одновозрастных животных первого года жизни с точечными обнажениями дентина на вершинах гребней моляров. Изображения левых M^1 и M^2 получали под микроскопом Keyence 1000-VHX. С помощью экранного дигитайзера TPSDig (Rohlf, 2003) размещали 9 меток на окружностях снашивающихся поверхностей зубов. Далее в программе NTSYSpc (Rohlf, 2000) находили значения центроидного размера для каждой выборки.

По форме жевательной поверхности M^1 и M^2 , характеризуемой средними значениями центроидного размера, полчки Русской равнины и Северного Кавказа достоверно не отличаются, в то время как отличия полчков Закавказья (включая Малый Кавказ) и Иранского Нагорья высоко достоверны. Визуально полчки Закавказья и Малого Кавказа отличаются более узким, а полчки Иранского Нагорья – более широким первым коренным (по усредненной конфигурации).

Судя по полученным данным краниологические различия вида формировались в трех рефугиумах последнего ледниковья: южноевропейском, закавказском (западная Грузия) и иранском. В послеледниковье Кавказ заселялся из двух рефугиумов, европейского и закавказского. Предложена новая система подвидовой структуры полчка исходя из полученных данных и генетических различий популяций. Граница подвидов на Кавказе проходит по главному хребту, полчки Северного Кавказа относятся к номинативному подвиду (включая *G. g. tschetshenicus* Satunin, 1920), а полчки Закавказья и Малого Кавказа – к *G. g. orientalis* (Nehring, 1903). Полчки северного Ирана и южного Азербайджана могут быть выделены как особый вид или подвид *G. g. persicus* (Erxleben, 1777).

АДАПТИВНАЯ ИНТРОГРЕССИЯ И АДАПТИВНАЯ ФИЛОГЕОГРАФИЯ ПОЛЁВОК РОДА *CLETHRIONOMYS*

С.Г. Потапов, Л.А. Лавренченко

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

psg2110@rambler.ru

Интрогрессия митохондриальных геномов, являющаяся следствием межвидовой гибридизации, зачастую приводит к интеграции в геном вида-реципиента комплекса генов, повышающих приспособленность организмов к новым условиям среды, что позволяет виду быстро занимать новые экологические ниши, местообитания и территории. Именно такая интрогрессия является адаптивной. При использовании для филогеографических исследований в качестве молекулярных маркеров генов, являющихся не селективно нейтральными, а влияющими на приспособленность организмов к определённым условиям среды, таким как устойчивость к гипотермии или окислительному стрессу, мы имеем дело с адаптивной филогеографией. Ранее нами и другими исследователями была показана интрогрессия митохондриального генома красной полевки *Clethrionomys rutilus* в популяции рыжей полевки *C. glareolus* в Европейской части России (Потапов и др., 2007; Абрамсон и др., 2009; Melnikova et al., 2012). Анализ масштабов, географического распространения и частоты встречаемости данной интрогрессии в популяциях рыжей полевки позволил нам выдвинуть гипотезу об адаптивном характере этого явления, связанного с расселением данного вида на север в более экстремальные условия гипотермии (Потапов и др., 2007). Выживание организмов в экстремальных условиях окружающей среды, связанных в первую очередь с гипотермией и гипоксией, требует значительной модификации и адаптации энергетического обмена, выражающегося в повышении скорости основного метаболизма, увеличении эффективности утилизации кислорода и процессов окислительного фосфорилирования в митохондриях. Гены, продукты которых необходимы для осуществления процессов окислительного фосфорилирования и транспорта электронов, в большинстве локализованы в митохондриальном геноме. Связанные с адаптацией к экстремальным условиям гипотермии аминокислотные варианты ферментов закодированы в таких генах митохондриального генома как ген цитохрома *b* CYTB, гены субъединиц цитохром с оксидазы COX1 и COX2, гены субъединиц NADH дегидрогеназы ND2, ND3, ND5 и ND6. Цель настоящего исследования – выявление в составе митохондриальных геномов рыжей и красной полевки нуклеотидных замен, фенотипически выраженных в изменениях аминокислотного состава белков дыхательных цепей митохондрий, которые могли бы способствовать изменению уровня окислительного фосфорилирования в связи с адаптацией к экстремальным условиям обитания. При сравнении нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* рыжей и красной полевки выявлены замены на участке ДНК красной полевки в непосредственной близости от каталитического центра белка цитохрома *b*, что приводит к функциональным изменениям в ферментативной активности белка и модулирует эффективность энергетического обмена. Рассматривается также корреляция между интрогрессией митохондриального генома красной полевки в популяции рыжей полевки и нуклеотидными заменами в глобиновых генах, которые увеличивают устойчивость эритроцитов к окислительному стрессу. Обсуждается роль адаптивных различий по нуклеотидным последовательностям некоторых митохондриальных и ядерных генов между популяциями в формировании филогеографической структуры вида.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 14-04-00751 и 15-04-03801).

ПРЕКОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ИЗОЛЯЦИИ У ДВУХ ХРОМОСОМНЫХ ФОРМ ХОМЯЧКОВ РОДА *CRICETULUS*, КОМПЛЕКСА *CRICETULUS BARABENSIS SENSU LATO*

Е.В. Поташникова, Н.Ю. Феоктистова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
potashnikova.k@gmail.com; Feoktistova@sevin.ru

Проблема вида на настоящий момент является одной из главных проблем биологии. До сих пор нет определенного набора критериев, которые давали бы четкое понятие, что такое вид. Тем не менее, одним из важных критериев завершения процесса дивергенции вида от близкородственных является критерий репродуктивной изоляции (Крюков, 2003; Боркин и др., 2004; Mallet, 2005; Querioz, 2007; Павлинов, 2009). Поэтому формирование механизмов изоляции в процессе эволюции является центральной проблемой современной теории видообразования. В своей работе мы рассматриваем прекопуляционные механизмы изоляции (в частности, хемокоммуникативные). Существует довольно много видов и форм, таксономический статус которых, остается под вопросом. К группе таких видов относятся представители рода *Cricetulus*, комплекса *Cricetulus barabensis sensu lato*, включающего следующие кариоформы: китайский хомячок (*C. griseus*), барабинский хомячок (*C. barabensis*), забайкальский хомячок (*C. pseudogriseus*), хомячок Соколова (*C. sokolovi*). До настоящего времени таксономия этой группы остается дискуссионной (Поплавская, 2012). Было установлено, что между кариоформами “*griseus*” и “*pseudogriseus*” до настоящего времени не сформировались надежные механизмы (посткопуляционной) репродуктивной изоляции, так как в лабораторных условиях (т.е. в отсутствии выбора полового партнера) были получены плодовитые гибриды (Поплавская и др., 2012). В работе была поставлена задача определения роли запаховых сигналов в прекопуляционной изоляции у китайского хомячка и близкой хромосомной формы – забайкальского хомячка. Данные формы аллопатричны. Ранее нами была показана важная роль запаховых сигналов самок (мочи и секрета СБЖ) в организации социальных взаимоотношений у китайского хомячка в разные сезоны года (Поташникова, Феоктистова, 2014). В этой связи, а также поскольку, предпочтение запаха особей противоположного пола своего вида (формы) по сравнению с близкородственным может указывать на определенную степень сформированности прекопуляционных хемокоммуникативных механизмов изоляции, в работе мы использовали экспозиции запаха мочи самок-гетероспецификов (самки забайкальского хомячка). С помощью метода иммуноферментного анализа (ИФА) мы оценивали сезонные особенности гормонального ответа самцов китайского хомячка на запахи мочи самок-гетероспецификов. Полученные результаты показали отсутствие повышения уровня тестостерона у самцов исследуемого вида в ответ на экспозицию химических сигналов самок-гетероспецификов во все сезоны года, в то время как, в ответ на аналогичные запаховые сигналы самок-конспецификов повышение уровня тестостерона наблюдалось во все сезоны года, кроме осеннего. Таким образом, хемокоммуникативные прекопуляционные барьеры у этих видов находятся на начальной стадии формирования. Однако, в эксперименте нами была использована моча не эстральных самок, сигнал такой мочи гораздо слабее сигнала мочи эстральной самки, и, возможно, моча эстральной самки будет иметь ответную реакцию, поскольку в лабораторных условиях гибриды все же были получены (Поплавская и др., 2012).

ДИНАМИКА АРЕАЛА МАМОНТА (*MAMMUTHUS PRIMIGENIUS*) В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ЕВРАЗИИ: ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ

А.Ю. Пузаченко¹, А.К. Маркова¹

¹Институт географии РАН

puzak1@rambler.ru

Согласно результатам исследований мДНК мамонта (Barnes et al., 2007; Debruyne et al., 2008; Hofreiter et al., 2009; Palkopoulou et al., 2013), выделены три клады и пять гаплогрупп (А–Е), возникших в интервале 300–50 тыс. лет назад. Клада III (= гаплогруппа В) и гаплогруппа С (клада I) эндемичны для Евразии (Европа) и С. Америки, соответственно. Клада II (= гаплогруппа В) и гаплогруппы D, E (клада I) имеют сибирское происхождение. Мамонты клад II и III вымирают между 50–25 тыс. лет. назад. Одновременно мамонты клады I распространяются по всему ареалу вида в Евразии. Основываясь на географической информации, в сочетании с ¹⁴С и другими методами палеодатирования мы исследовали ареал мамонта в Евразии за последние 50000 лет. Размеры ареала мамонта неоднократно менялись в течение среднего и позднего валдайского оледенений. В стадиалы (наиболее холодные интервалы) ареал расширялся на юге, а в интерстадиалы (относительно теплые интервалы) – на севере. Максимальный размер евразийского ареала, наибольшее число датированных местонахождений остатков мамонтов и, соответственно, максимальная общая численность популяции вида (вероятно за весь период его эволюции), была установлена для интервала 38.2–28.6 кал. тыс. лет назад, относящегося к интерстадиалу денекамп (=брянскому интерстадиалу). При анализе обширного материала, сконцентрированного в базе данных PALEOFAUNA, удалось выявить особенности динамики популяций мамонта на западе ареала, в Европе, и на востоке – в Азии. В Западной и Центральной Европе наибольшее увеличение численности популяции была установлена для стадиала Хунеборг (40.8–38.2 кал. тыс. лет назад). Суммарный рост числа местонахождений мамонта в интерстадиале Денекамп в Европе не был обусловлен увеличением численности популяции. В Восточной Сибири максимальный рост численности популяции пришелся на максимум последнего оледенения (LGM, 28.6–22.5 кал. тыс. лет назад), а в Западной Сибири – на период дегляциации (22.5–14.7 кал. тыс. лет назад). Динамика популяций на периферии ареала мамонта демонстрирует ряд существенных особенностей, специфичных для каждой территории. Только на Пиренейском полуострове динамика ареала мамонта хорошо коррелируется с таковой в остальной части Западной Европы. Динамика ареала на юго-востоке Европы (Балканы) вероятно отражает периодические инвазии из Западной/Центральной и, возможно, Восточной Европы. Динамика ареала в южной Сибири и на северо-востоке Китая заметно отличались от соответствующих изменений в Восточной и Западной Сибири. Мы предположили, что популяции, обитавшие на Японских островах (о Хоккайдо) и возможно на территории современных Британских островов были периодически изолированы от основной части ареала. Обсуждаются гипотезы о причинах динамики ареала и популяций мамонта в Евразии, в том числе связанные с вымиранием отдельных генетических линий мамонта в позднем плейстоцене. Прямые калиброванные радиоуглеродные даты фиксируют нижнюю границу вымирания вида в разных частях ареала: Пиренейский полуостров - 20952±383, Британские острова - 13484±53, Западная и Центральная Европа - 12437±130, Северная Европа - 11684±240, Восточная Европа - 11184±61, Западная Сибирь - 11000±457, Южная Сибирь и Китай - 15340±670, Япония (о. Хоккайдо) - 19630±137 и Северо-Восток Сибири (о. Врангель) - 4024±86.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ (МТДНК) ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS*, PALLAS, 1779) НА УРАЛЕ

С.Б. Ракитин¹, М.А. Фоминых¹, В.Н. Большаков¹, Н.А. Соколова¹, А.В. Бородин^{1,2}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН,

²Институт естественных наук Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина

rakitin@ipae.uran.ru

Одним из наиболее эффективных подходов для верификации внутривидовой структуры или оценки статуса (степени) межпопуляционных различий, установленных по морфологическим критериям, является привлечение молекулярно-генетических данных. Особенно важно это для широко распространенных видов с непрерывным ареалом, для которых морфологические различия могут отражать как влияние актуальных средовых факторов, так и уровень генетической дифференциации. К таким видам относится красная полевка, распространенная в пределах Уральского региона от степной зоны на юге до подзоны типичных тундр (Млекопитающие ..., 2007).

По результатам комплексного морфологического исследования краниальных и денальных признаков у красных полевок (N=389) из 11 локалитетов от Южного Урала до полуострова Ямал обнаружено увеличение их размеров с юга на север: красные полевки из крайних северных популяций с Ямала и Полярного Урала характеризуются наиболее крупными молярами по сравнению с полевками из более южных популяций. Та же закономерность была показана ранее на примере экстерьерных параметров *Cl. rutilus* (Большаков, Шварц, 1962).

Для выяснения статуса различий популяций красной полевки Урала проанализированы данные по изменчивости нуклеотидного строения фрагмента гена цитохрома b (*cytb*) мтДНК (866 пн) для 44 особей из 8 локалитетов в географическом градиенте с севера на юг (Южный Ямал, Полярный, Средний и Южный Урал). Описано 23 гаплотипа, 17 из которых впервые. Филогенетическая реконструкция проведена с использованием Байесова подхода (MrBayes 3.2). Взаимоотношения между гаплотипами оценивались методом медианного связывания (Median Joining) в программе Network 4.6.1.3. В качестве внешней группы использовали последовательности *cytb* *Craseomys rufocanus*, взятые из базы данных GenBank. На сегодняшний день топология построенного филогенетического дерева не позволяет нам говорить о наличии выраженной генетической дифференциации популяций красных полевок в пределах Урала или о наличии в распределении гаплотипов какого-либо (географического, средового) тренда, сопоставимого с таковым по морфологическим признакам. Медианная сеть гаплотипов красной полевки Урала имеет два центральных гаплотипа, от которых отходят довольно длинные - до 4-5 замен - ветви. Такое число замен у полевок из популяций с Южного Ямала, Полярного и Среднего Урала дает основания предполагать более сложную внутривидовую структуру *Cl. rutilus* на Урале. В связи с этим полученные результаты требуют продолжения исследований детальной генетической структуры *Cl. rutilus* в географическом градиенте на Урале и дальнейшее сопоставление данных по морфологической и генетической изменчивости в популяциях вида как в пределах этого региона, так и из удаленных частей ареала с анализом «типовых» экземпляров с известным подвидовым таксономическим статусом. Это позволит нам оценить степень дифференциации уральских популяций красных полевок и определить их положение в рамках филогенетической структуры вида в целом.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ: №№ 14-04-00614, 14-04-32179 и 13-04-00847.

ПОСЛЕЛЕДНИКОВАЯ ЭКСПАНСИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L., 1758)

А.А. Распопова¹, А.А. Банникова¹, В.С. Лебедев²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,

²Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова
alopex80@gmail.com

Попытки сопоставить митохондриальную и уникальную кариотипическую изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758), а также описать филогеографическую структуру этого вида предпринимались неоднократно. Вместе с тем работы, охватывающие молекулярно-генетическую изменчивость на всем ареале вида до сих пор фактически отсутствуют, открытым остается и вопрос о возрасте хромосомных рас обыкновенной бурозубки.

В данной работе мы исследовали изменчивость последовательности гена цитохрома *b* (*cytb*) на значительной части ареала обыкновенной бурозубки, используя 362 последовательности *cytb* длиной от 800 до 1140 п.н. из 98 локалитетов с территории Сибири, Западной и Восточной Европы. Также мы оценили время экспансии вида в целом и на отдельных частях ареала. Чтобы избежать влияния зависимости оценки скорости замещения от времени дивергенции, мы использовали в качестве калибровочных точек относительно недавние, плейстоценовые, события в исторической эволюции разных видов палеарктических бурозубок. Большая часть полученных скоростей согласуется с предположением об экспансии обыкновенной бурозубки в эпоху, следующую за последним ледниковым максимумом, т.е. менее 20 тыс. лет назад. О быстрой и, вероятно, недавней экспансии вида говорит также унимодальный характер распределения попарных нуклеотидных дистанций, достоверно отрицательные значения тестов на селективную нейтральность и общий характер демографической истории (Bayesian Skyline Plot). В этом случае неудивительным оказывается многократно показанное ранее (Anderson et al., 2005, Ratkiewich et al., 2002 и т.д.) отсутствие выраженной генетической структурированности на уровне митохондриальной ДНК, напрямую связанной со временем изоляции. Вместе с тем, не стоит говорить и о полном отсутствии у обыкновенной бурозубки филогеографической структуры. На медианной сети гаплотипов *cytb*, несмотря на сложную, в целом звездообразную, структуру, большая часть гаплотипов из Сибири образует отдельную гаплогруппу.

Сибирская выборка характеризуется низким нуклеотидным и гаплотипическим разнообразием. Достоверно отрицательные значения тестов на селективную нейтральность, унимодальное распределение попарных нуклеотидных дистанций и общий характер демографической истории (BSP) указывают на недавнюю и быструю экспансию обыкновенной бурозубки на территории Сибири. По нашей оценке, это событие произошло в самом конце плейстоцена (после YD) или в самом начале голоцена, после экспансии бурозубок на территории восточной Европы.

На территории Европы обращают на себя внимание выборки из Венгрии и юго-восточной части ареала. Их относительно высокое нуклеотидное разнообразие, недостоверные значения тестов на селективную нейтральность и бимодальное распределение попарных нуклеотидных дистанций свидетельствуют о стабильном состоянии и отсутствии роста в этих популяциях. Такая демографическая картина может быть следствием наследования территории рефугиальной популяции.

Работа поддержана грантом РФФИ 14-04-00034а.

РЕВИЗИЯ СТЕПНЫХ МЫШОВОК (*SICISTA SUBTILIS* S. L.) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

М.Ю. Русин¹, Г. Шрамко², Т. Черкес³

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев

²Дебреценский университет, Венгрия

³Университет им. Этвеша Лоранда, Будапешт, Венгрия

mrusin@list.ru

Мышовки в целом, и степные мышовки в частности, представляют собой одну из сложных и до конца не разработанных в таксономическом плане групп грызунов Палеарктики. Они характеризуется с одной стороны низкой морфологической изменчивостью, а с другой – достаточно высокой изменчивостью кариотипов. На сегодняшний день общепризнано выделение 13 видов (Holden & Musser, 2005). В группу степных мышовок входят собственно *Sicista subtilis*, состоящая из 5 подвидов: *subtilis*, *nordmanni*, *vaga*, *sibirica* и *trizona* (Шенброт и др., 1995), и *S. severtzovi*, которая помимо номинативной формы включает также подвид *cimlanica*. Выделение последних двух форм было проведено по результатам карилогического анализа (Соколов и др., 1986; Ковальская и др., 2000). Недавно была предложена еще более сложная схема, предполагающая выделение двух новых видов – *Sicista sp.n.1* и *S. sp.n.2* – на территории Среднего Дона (Kovalskaya et al., 2011). Однако до сих пор отсутствовали какие-либо молекулярно-генетические доказательства подобного дробления. Наши данные, таким образом, проливают некоторый свет на филогенетические отношения внутри группы степных мышовок, обитающих в Европе.

В анализе были использованы отловленные нами особи 6 таксономических единиц (*subtilis*, *nordmanni*, *cimlanica*, *sp.n.1*, *sp.n.2*, *trizona*) из 15 популяций в России, Украине, Румынии и Венгрии. Для создания филогенетической гипотезы были выбраны два гена – ядерный *iRBP* и митохондриальный цитохром Б.

В результате установлено, что по ядерному гену проанализированные нами мышовки разделились на 3 группы: *trizona*, *nordmanni* и *subtilis+severtzovi*.

По цитохрому Б мышовки четко разделились на две клады: «западную» и «восточную». Генетическая дистанция между ними составила 10,5%. При этом «западная» клада в свою очередь делится на две группы – *trizona* (из Венгрии и Румынии) и *nordmanni* (из Украины и России). Генетическая дистанция между этими таксономическими единицами составила 7,25%. «Восточная» же группа разделилась также на две ветви с генетической дистанцией между ними всего 3,75%. Одна из них представлена особями номинативной формы, другая – особями т.н. «темной мышовки». Ранее было продемонстрировано, что для грызунов по гену цитохром Б межвидовыми следует считать дистанции свыше 4,7% (Bradley & Baker, 2001; Baker & Bradley, 2006). Следовательно, только 3 формы могут соответствовать этому критерию – *nordmanni*, *trizona* и *subtilis*.

Таким образом, оба гена показали в целом идентичную картину. Филогенетически на территории Европы можно выделить 3 формы, которые могут претендовать на статус вида. Это *nordmanni*, *trizona* и *subtilis*. Мы не нашли никаких подтверждений валидности выделения *severtzovi* как отдельного вида, и тем более *cimlanica*, а также *sp.n.1* и *sp.n.2*. Более того, для *sp.n.1* не подтверждается монофилия. Мы полагаем, что значительной карилогической изменчивости мышовок на Среднем Дону необходимо искать иное объяснение, чем выделение новых видовых форм.

Согласно генетической концепции вида мы полагаем обоснованным выделение следующих таксономических единиц: *Sicista subtilis subtilis* (Pallas, 1773), *S. subtilis severtzovi* Ognev, 1935, *S. trizona* (Fridvaldszky, 1865) и *S. lorigera* (Nordmann, 1839). Последнее название является валидным старшим синонимом к *nordmanni*, согласно Кодексу зоологической номенклатуры.

Работа поддержана грантом ОТКАРД 105116.

ЭФФЕКТ ЧАСТИЧНОЙ БЛОКИРОВКИ ПОТОКА ГЕНОВ МЕЖДУ ГЕОГРАФИЧЕСКИ УДАЛЕННЫМИ КАРИМОРФАМИ *MICROTUS ARVALIS*

С.А. Саблина, Ф.Н. Голенищев
Зоологический институт РАН
sve-sablina@yandex.ru

Были поставлены опыты по экспериментальной гибридизации между двумя кариоморфами обыкновенной полевки *Microtus arvalis*. Форма «arvalis» отловлена во Владимирской области (пос. Алексеевка), «obscurus» - в окрестности пос. Иринд, Талинский р-он, Армения. Работа проводилась в течении 21 месяца – с августа 2013 года по май 2015 г. Животные ссаживались в возрасте 2–6 мес. Продолжительность каждого эксперимента 6 мес. Смертность детенышей учитывалась за 1-ый месяц жизни. Всего было получено 517 гибридов (F1, F2, F3, F4). При реципрокном скрещивании были получены гибриды F1. В обоих вариантах интенсивность размножения, число детенышей на одну размножающуюся самку в первом помете и во всех пометах, а также смертность детенышей мало отличались от таковых показателей при размножении чистых кариоморф (число детенышей у «чистых» форм «arvalis» – 3.2, у «obscurus» – 3.7). Следует отметить, что гибриды F1, полученные при скрещивании самки «obscurus» из Армении и самца «arvalis» из Владимирской области рождались небольшого размера с мелкими семенниками. От таких самцов при парном ссаживании не было получено гибридов F2, хотя неоднократно наблюдалось спаривание. Всего такие самцы участвовали в 32 реципрокных экспериментах. При содержании гибридов группами по 3-8 особей животные размножались. При скрещивании гибридов F1 во всех вариантах, когда были получены гибриды F2 снижалось число детенышей в помете (1.5–2.1). Многими авторами были получены полностью плодовитые гибриды F1 между этими кариоморфами. Однако ранее не проводились эксперименты по гибридизации F1 x F1. Ранее мы отмечали, что в гибридной зоне во Владимирской области наблюдаются некоторые отклонения от теоретически ожидаемых при панмиктическом размножении – дефицит гибридов первого поколения. В дальнейшем необходимо провести аналогичные эксперименты и с гибридами из зоны контакта хромосомных форм *Microtus arvalis*.

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПОДВИДОВОЙ СТРУКТУРОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS* L., 1758)

В.В. Саломашкина, М.В. Холодова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
v-salomashk@yandex.ru

Внутривидовая таксономия бурого медведя (*Ursus arctos*) до сих пор является предметом дискуссий, что в значительной степени обусловлено высокой индивидуальной и географической изменчивостью вида. Так, на территории Старого Света В.Г. Гептнер выделял четыре расы бурых медведей, в каждую из которых входило несколько подвидов (Гептнер, 1967). Г.Ф. Барышников, не используя категории расы, выделяет в этом регионе до 13 подвидов, включая медведей Ближнего Востока, Кавказа, пустыни Гоби и Тибета, а также Камчатки, Приморья, юга Сибири и о. Хоккайдо (Барышников, 2007). Для уточнения внутривидовой структуры помимо морфологических характеристик в настоящее время широко применяется анализ генетической изменчивости, при этом результаты использования этих подходов зачастую различаются.

Подвидовой статус разных популяций медведей Западной Европы подвергается сомнению, кроме медведей Аппенинского полуострова, рассматриваемых в качестве самостоятельного подвида (Барышников, 2007; Loy et al., 2008). При этом распространение митохондриальных клад среди бурых медведей Западной Европы отчасти совпадает с предполагаемым подвидовым делением, за исключением медведей Аппенин, которые не выделяются в отдельную кладу (Taberlet, Bouvet, 1994; Valdiosera et al., 2008). Медведи Кавказа недостаточно изучены с генетической точки зрения; имеющиеся на данный момент данные показывают, что они близки к зверям Восточной Европы, а выявленные различия недостаточны для выделения отдельной генетической клады (Murtskhvaladze et al., 2010). Также в составе данной популяции присутствуют особи, несущие материнские линии, родственные группе ближневосточных медведей (Саломашкина и др., 2014). На юге Сибири и в Приморье совместно обитают звери, принадлежащие к различным митохондриальнымкладам, довольно низкий уровень различий выявлен между медведями Камчатки и материка (Korsten et al., 2009; Гуськов и др., 2013; Саломашкина и др., 2014). На острове Хоккайдо выявлено три митохондриальные клады; все медведи этого острова принадлежат к одному подвиду, но между представителями разных клад обнаружены некоторые морфологические различия (Барышников и др., 2004). Для бурого медведя Северной Америки обычно разделение проводят между крупными медведями архипелага Кадьяк и более мелкими континентальными медведями «гризли», которые в свою очередь могут подразделяться на ряд подвидов (Hall, 1984; Miller et al., 2006; Барышников, 2007). Согласно изменчивости мтДНК, среди бурых медведей Нового Света выявлены три митохондриальные клады, обособленные пространственно (Waits et al. 1998, Davison et al., 2011). При этом степень отличия медведей архипелага Кадьяк недостаточно велика по сравнению с различиями между этими кладами (Talbot et al., 2006; Paetkau et al., 1998). Помимо того, четвертая митохондриальная клада выявлена на архипелаге Александра, что не поддерживается морфологическими параметрами (Waits et al., 1998).

Таким образом, обобщение данных не показало существования прямой связи между подвидовым делением и генетическими характеристиками региональных групп бурого медведя, что очевидно связано со сложной историей формирования ареала и высокой экологической пластичностью этого вида.

ЗОНА ГИБРИДИЗАЦИИ КУНИЦЫ И СОБОЛЯ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Л.В. Симакин

ФГБУ Печоро-Илычский государственный заповедник
leonidsimakin@gmail.com

На Северном Урале расположена обширная зона симпатрии двух морфологически близких видов: лесной куницы (*Martes martes* L.) и соболя (*M. zibellina* L.), между которыми в этом районе на протяжении длительного времени идет как прямая, так и интрогрессивная гибридизация (Рожнов и др., 2010). Анализ промысловых проб куньих, полученных в 2004-2015 гг. из Республики Коми и Свердловской области, а так же исследования, проведенные на территории заповедников: Печоро-Илычского и Денежкин Камень, позволили определить современные границы этой зоны на запад и восток от Уральского хребта между 60 и 64 параллелями.

Западная граница современного ареала соболя проходит по западному макросклону Уральского хребта и не выходит за пределы предгорных темнохвойных лесов. Западнее р. Печора, текущей в меридиональном направлении, соболь отмечается только в годы массовых миграций. До середины XX века соболь на Северном Урале был крайне редок. Численность гибридных зверьков так же была не высока. Доля участия куницы в промысловых пробах доходила до 90%. Так П.Б. Юргенсон, изучавший проблему гибридизации куницы и соболя в районе Печоро-Илычского заповедника в конце 40-х годов прошлого века, не смог собрать коллекцию черепов печорского соболя, и ему пришлось использовать для сравнительного анализа коллекцию кондо-сосьвинских соболей (Юргенсон, 1947). С начала 70-х годов прошлого века начинается рост численности соболя на Северном Урале. Одновременно с этим, в промысловых пробах возрастает доля гибридов. В настоящее время соболь практически полностью вытеснил куницу из западных предгорий Северного Урала и только в районе заповедника Денежкин Камень куница переходит на восточный макросклон. В верховьях рек Унья, Печора и по Илычу зона совместного обитания куницы и соболя представляет собой довольно узкую полосу шириной 30-40 км, ориентированную с севера на юг вдоль предгорий Урала и проходящую через населенные пункты: Бердыш, Усть-Унья и кордоны Печоро-Илычского заповедника: Шежым-Печорский, Усть-Ляга и Верхняя Ваджега. Здесь же отмечается и наибольшее число гибридов – кидусов.

Увеличение численности соболя произошло благодаря организации сети особоохраняемых природных территорий вдоль Северного Урала, на которых сохранились темнохвойные леса с примесью кедра, не затронутые деятельностью человека (национальный парк Югыд-Ва и заповедники: Печоро-Илычский, Вишерский, Денежкин Камень). Плотность его в предгорьях в настоящее время достигает 3-4 особей на 10 тыс. га. Западнее этих территорий расположены, главным образом, вторичные леса, неоднократно пройденные сплошными рубками и обширные болота. Здесь лесная куница полностью замещает соболя, однако плотность ее невысока (менее одной особи на 10 тыс. га).

МАЛЫЕ ПОПУЛЯЦИИ, ОБРАЗОВАНИЕ И ЦЕЛОСТНОСТЬ ВИДА

В.В. Суслов
ИЦиГ СО РАН
valya@bionet.nsc.ru

Геномика вновь подняла вопрос связи генетической и типологической концепций целостности вида (ГЦ и ТЦ), показав: 1) в ДНК генов, сайтах белков, графах/составе генных сетей (ГС, группы коэкспрессии генов) есть консервативные модули. Ввиду ограничений вариантов молекулярных структур, модули самоподдерживаются параллельной эволюцией и рекрутируются в разные ГС из-за дубликаций генов. Т.е. раз возникнув, модули используются параллельно разными видами в гомологичных и негомологичных структурах (Суслов, Колчанов 2009), подобно гомологическим рядам (ГР) меронов (Вавилов, 1935, Кренке, 1933-35, Мейен, 1978). 2) Генетическая изменчивость (ГИ) высока и слабо коррелирует с ТЦ: геномы человека отличает 3×10^6 SNP (Гордиенко и др., 2010), др. виды $3-10 \times 10^6$ SNP, причем обратная, по палеоданным, зависимость “размерный класс/темпы эволюции” (Расницын, 1987) не выявлена. Правда, (3) сравнение ортологов или ГС выявляет группы генов с быстрой эволюцией. Сходство их у видов по составу и/или трендам эволюции подобно ГР (Суслов, Колчанов, 2009). Такая распространенность ГР не согласуется с ТЦ: ГР часты у форм седентарных (Вавилов, 1935), инадаптивных (Раутиан, 1988), редки у эволюционно гибких (как млекопитающие, Воронцов, 1999), что связывают с ускорением эволюции в малых популяциях (МП) при образовании и/или инвазии вида (Раутиан, 1988, Воронцов, 1999).

Дилемма Холдейна (ДХ) запрещает быструю эволюцию МП: больше генов под отбором, больше его цена, которую репродуктивный резерв, при др. равных условиях тем меньший, чем меньше численность, должен парировать наряду со случайной гибелью. Т.е. МП опасен быстрый рост любой смертности: адаптивной (i) и случайной (ii). Из i следует: ГИ оптимально не элиминировать, а супрессировать мутациями по др. генам ГС мерона или функционально связанным с ней ГС. Тогда в системе из частей (меронов, модулей), шаг за шагом выполняющих общую функцию, чем больше частей и выше их функциональное перекрытие, тем вероятнее супрессия и ниже консерватизм. Но модули самоподдерживаемы, мероны нет. Отсюда – расхождение ГР меронов в любой, даже неизменной среде. Чем больше времени расходятся ГР меронов, тем выше вероятность утраты части/ей. Обеднение ГР ведет к их схождению у древних или специализированных видов, или к стабилизации ГР из-за падения функционального перекрытия. Вавилов описал стабильные ГР. Т.е. ГР дают свой постоянно-действующий тренд эволюции. Из ii следует: МП опасна инвазия, даже приближение к пессимальному краю предковой экониши. МП оптимально уйти в стабильный рефугий и, войдя в стазис, ждать преадаптаций. Стазис Шмальгаузена (1986) требует роста адаптивной смертности, минимум, для входа, стазис-контрбаланс Северцова (2012) – для входа и пребывания: образование/поддержка/инвазия вида на базе МП случайны. Предложена схема стазиса на превентивнозащитных адаптациях (ПЗА), противодействующих не фактору пессимальности, а контакту с ним. ПЗА легко продуцируемы (ДХ!), но плохо элиминируемы отбором и, отбираясь все более на опережение, запирают вид в рефугии и преобразование связанных с этим меронов. Выход из этого стазиса – парфорсная эволюция (пролонгация фазы перекрестной резистентности, купирование дистресса в кривой Селье). Она дает временное, на уровне особи, угашение ПЗА, ограничивает пространство перебора ГИ генами стресса, что позволяет МП обойти ДХ (меньше генов, меньше цена отбора) и формирует свой тренд эволюции – адаптация к стрессу, не к среде (Suslov, 2013).

Поддержано: Бп VI.61.1.1., РНФ N 14-24-00123, ИП_ПрСОРАН 28.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L.)

В.Б. Сычёва¹, Ф.А. Тумасьян², Н.А. Щипанов¹

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

²ГАУ «Московский Зоопарк»

11.02@mail.ru

Обыкновенная бурозубка – вид с феноменальным хромосомным полиморфизмом, демонстрирующий многоуровневую подразделенность. Парапатрично локализованные в пространстве кариоморфы называются хромосомными расами и к настоящему моменту на ареале вида описано 74 расы (Орлов, Борисов, 2009; Pavlova, 2010; White et al., 2010). Можно было бы рассматривать разделение *S. araneus* на различные хромосомные расы как начальный этап хромосомного видообразования. Однако при изучении молекулярной и морфологической изменчивости было обнаружено, что морфометрические дистанции между популяциями внутри расы и между разными расами не отличаются. Это привело к противоречивому выводу о том, что хромосомные перестройки не ограничивают межрасовый поток генов (Horn et al., 2013). Вместе с тем, мы полагаем, что популяционная дифференциация внутри вида может существенно повлиять на оценку потока генов. Обычно исследование иерархического структурирования проводят на основе молекулярных исследований. Мы попытались оценить возможность использования для этой цели методов геометрической морфометрии.

Проанализированы выборки с известным кариотипом (Павлова и др., 2014), взятые на расстоянии 50 км вдоль течения верхней Волги, выборки с места стационарных наблюдений в Тверской обл. из мест, где ранее был проведен анализ молекулярной изменчивости (Щипанов и др., 2012), и две выборки с берегов Обского моря из окр. Новосибирска (не кариотипированные). Сканированные черепа обработаны в пакете программ MorphoJ (Klingenberg, 2011). Размер характеризовали центроидом, как величиной независимой от формы (CS), в качестве переменной формы использовали относительные деформации (RW). Морфометрическую дистанцию оценивали с использованием Qst, аналогичной Fst Райта (Spitze, 1993).

Морфометрические дистанции между популяциями, как по размеру, так и по форме сходны с обнаруженными Полли (Polly, 2007). Хорошую корреляцию с генетическими дистанциями выборок со стационара ($r=0.95$; $p<0.03$) демонстрировала морфометрическая дистанция по RW1. Минимальное расстояние между различающимися выборками одной расы составило около 1 км, в то же время выборки из предположительно одной популяции не различались на расстоянии 3 км, так же как и по данным молекулярных исследований. Морфометрическая дистанция по CS не коррелировала с генетической дистанцией. Наименьший CS обнаружен в выборке из мохового ельника. Можно предполагать, что различия в CS отражают в большей степени эпигенетическую изменчивость. Таким образом, морфометрическое структурирование населения не связано с принадлежностью к расе и не коррелирует с расстоянием, за исключением различий с Новосибирской выборкой, которая по всем характеристикам сильно уклоняется. Эти результаты соответствуют полученным ранее (Polly, 2007).

Мы полагаем, что использование методов геометрической морфометрии для изучения иерархического структурирования вида может оказаться перспективно с учетом того, что форма может быть в большой степени связана с генетическими различиями, а центроидный размер с эпигенетическими процессами. Наше исследование носит предварительный характер и для окончательного заключения требуются более обширные параллельные оценки молекулярной и морфометрической изменчивости.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (15-04-04759) и Гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-4496.2015.4).

МЕЙОТИЧЕСКИЙ ДРАЙВ КАК КЛЮЧЕВОЙ ФАКТОР ХРОМОСОМНОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ У СЛЕПУШОНОК *ELLOBIUS TANCREI*

В.Г. Тамбовцева¹, С.А. Романенко², С.Н. Матвеевский³, А.С. Сандов⁴,
И.Ю. Баклушинская⁵

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН

³Институт общей биологии им. Н.И. Вавилова РАН

⁴Институт зоологии и паразитологии АН Республики Таджикистан

⁵Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

irina.bakl@gmail.com

В рамках биологической концепции вида возникновение полной или частичной репродуктивной изоляции считается основным событием, ведущим к диверсификации форм. Хромосомные перестройки нередко являются причиной возникновения репродуктивного барьера между формами, особенно в случае монобрахиальной (частичной) гомологии хромосом (Baker, Bickham, 1986). Считается, что в этом случае уровень репродуктивной изоляции непреодолимо высок из-за нарушений мейоза у гибридов первого поколения, и обмен генетической информацией возможен лишь через исходные популяции, с которыми сохраняется возможность скрещивания. Для проверки данного положения нами поставлены скрещивания двух форм слепушонок *Ellobius tancrei* из Таджикистана, различающихся набором робертсоновских метацентриков: Rb(5.9), Rb(2.18), Варзобское ущелье; Rb(4.12), Rb(9.13) Сурхобская долина. Несмотря на наличие монобрахиальной гомологии у метацентриков Rb(5.9) и Rb(9.13), получены гибриды нескольких поколений. При скрещивании родительских форм родились 36 выводков, 106 детенышей-гибридов F1, средний размер выводка $2,94 \pm 0,63$. В кариотипе F1 присутствуют четыре разных метацентрика Rb(5.9), Rb(2.18), Rb(4.12), Rb(9.13). Для части самцов F1 отмечено снижение количества клеток на стадиях диплотена-диакinesis, вероятно, на стадии пахитены происходит блокировка мейоза, т.н. пахитенный арест. Кроме того, у части животных на стадии диплотены-диакinesis не всегда успевают сформироваться 20 бивалентов, неоднократно наблюдались униваленты. Такое позднее упорядочивание взаимного расположения хромосом неизбежно ведет к дальнейшим нарушениям хода мейоза. Несмотря на большое количество нарушений, отмеченных в сперматогенезе гибридов первого поколения, в результате строго инбредных скрещиваний получены 44 выводка, 71 детеныш F2 ($1,61 \pm 0,84$) и 45 выводков, 98 детенышей F3 ($2,18 \pm 0,83$), следующие поколения продолжают размножаться. Интересно, что уже во втором поколении отмечены особи с пятью метацентриками, т.е. гомозиготы по одной паре робертсоновских транслокаций ($2n=49$). Из-за того, что одна пара метацентриков оказывается в этом случае полностью гомологична, число сложных фигур в диакinesis уменьшается. Как во втором, так и в третьем поколении отмечены мозаики с разбросом хромосом 50-51 и 49-50. Такая большая изменчивость структуры кариотипа, несомненно, сказывается на выживаемости эмбрионов, выявлены случаи бесплодия, резорбция эмбрионов. Возрастание плодовитости во втором и последующих поколениях свидетельствует о закреплении гомозиготных вариантов кариотипов. Полученные нами данные подтверждают гипотезу о возможности преодоления анеуплоидии при гибридизации форм с монобрахиально гомологичными робертсоновскими транслокациями. Более того, при этом, благодаря мейотическому драйву, возможно формирование новых форм с кариотипами, отличающимися по структуре и числу хромосом от родительских вариантов. Таким образом, по нашему мнению, мейотический драйв может рассматриваться как основной механизм, обеспечивающий быструю фиксацию хромосомных перестроек в природных популяциях и, как следствие, внутривидовую диверсификацию.

ПРОБЛЕМА ВИДА В ПАЛЕОНТОЛОГИИ: ПРИМЕР МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.С. Тесаков

Геологический институт РАН

tesak-ov@yandex.ru

Диагностика видовых таксонов в палеонтологии и сопоставление «палеовидов» и рецен- тных видов активно обсуждается в научной литературе последних двух столетий (Darwin, 1859; Simpson, 1944; Gingerich, 1976; Gould, 2002 и многие другие). В ископаемой летописи мелких млекопитающих преимущественно сохраняются только наиболее прочные части скелета – зубы и фрагменты челюстей. Тем не менее, зубы млекопитающих несут в своем строении огромное количество информации об образе жизни, питании и биотопической приуроченности древних форм. В случае мелких млекопитающих позднего кайнозоя большое значение имеет и принцип актуализма — морфо-функциональные особенности и биологические адаптации их зубной системы хорошо изучены для современных потомков и родственников. В плио-плейстоцене Евро-Сибирской зоогеографической провинции выявлена чрезвычайно подробная летопись мышевидных грызунов. Наибольший материал известен по грызунам подсемейства полевок (Cricetidae, Arvicolinae). Их быстрая морфологическая эволюция, обширные географические ареалы и временные интервалы распространения позволяют изучать развитие эволюционных линий во времени и пространстве (Громов, 1972; Топачевский, 1965; Зажигин, 1980; Тесаков, 2004; Агаджанян, 2009 и др.). Последовательности зубных морфотипов и стадий увеличения высоты коронок (гипсодонтии) дают представления об становлении морфологии современных видов. Большинство современных видов полевок региона диагностируется в зубной морфологии, начиная с начала среднего плейстоцена (около 800 тыс. лет). Близкие к нормальным распределения частот морфотипов наиболее изменчивых первых нижних и третьих верхних коренных в каждой выборке современных и ископаемых полевок позволяют рассматривать постепенную смену доминирующего строения в ряду усложняющихся морфотипов от более древних к более молодым выборкам в качестве градуалистической эволюционной тенденции. В рамках концепции эволюционного вида Симпсона (Simpson, 1961), видами в случае анагенетических эволюционных линий должны рассматриваться сами такие обособленные линии с их «эволюционными ролями и тенденциями». Длинные эволюционные линии полевок подразделяются на хронови- ды, временные отрезки эволюционных линий, со специфической морфологией коренных. Сопоставимы ли такие палеовиды с биовидами современной фауны? Например, в случае наиболее длинной (4 млн лет) из известных филетических линий полевок – линии ондатр, состоящей из четырех хроновидов, крайние формы последовательности – раннеплиоцено- вая мелкая *Pliopotamus minor* и позднеплейстоценовая и современная гигантская *Ondatra zibethicus*, очевидно, являются обособленными биологическими видами. В тоже время хро- новиды линии степных пеструшек раннего-позднего плейстоцена, 1,5-0 млн лет, (*Prolagurus pannonicus*, *Lagurus transiens*, *Lagurus lagurus*) вероятно представляют временные морфы единого вида. Впрочем, здесь мы сталкиваемся с не решаемым однозначно теоретическим вопросом о ранге значительных анагенетических изменений и их проекции на систематику.

Диагностика и определение видовых границ таксонов у древних мелких млекопитаю- щих операционно хорошо структурируют наблюдаемую ископаемую летопись. Анализ эволюционных рядов, изменчивости современных форм, применение методов молекуляр- ной систематики позволяют предположить, что палеовиды могут представлять как биовиды, так и группы близкородственных видов, членов ранних этапов радиаций, а также древ- ние временные стадии современных видов, и даже экоморфы широкоареальных видов.

МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛОВ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ: АДАПТАЦИЯ К СИЛЬНО ФРАГМЕНТИРОВАННЫМ ЛАНДШАФТАМ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ

С.В. Титов¹, А.А. Кузьмин², Р.В. Наумов¹, О.В. Чернышова¹

¹Пензенский государственный университет

²Пензенский государственный технологический университет

svtitov@yandex.ru

На территории лесостепного Поволжья обитают три вида наземных беличьих с различными жизненными стратегиями: большой суслик, *Spermophilus major* (активно расселяющийся, парциально живущий вид); крапчатый суслик, *S. suslicus* (преимущественно оседлый, одиночно живущий вид) и степной сурок, *Marmota bobak* (колониальный, семейно-групповой вид). В условиях лесостепного Поволжья, характеризующегося сильной фрагментацией среды, неизбежно возникает пространственная подразделенность и временная изоляция популяций. У видов с ограниченным расселением и перемещением, к которым относятся наземных беличьих, полная или частичная изоляция популяций может приводить к их дифференциации и формированию специфических генетических особенностей. В результате складывается специфическая метапопуляционная структура их ареалов.

В основу работы положены ареалогические данные и результаты молекулярно-генетического анализа популяций наземных беличьих лесостепного Поволжья. Анализ обширных выборок трех видов земляных белок Поволжья (*S.suslicus* – D-loop, n=59; Cyt b, n=58; микросателлитные маркеры Ssu16 (44 особи), Ssu17 (49 особей), STR1 (75 особей); *S.major* – D-loop, n=50; Cyt b, n=49; микросателлитный маркер STR1 (59 особей); *M.bobak* – D-loop, n=23; Cyt b, n=17; микросателлитный маркер STR1 (77 особей) с использованием программ MEGA 6.06, DnaPS 4.10, Network 4.6.1.3, Arleqin 3.11 позволил получить сравнительную характеристику метапопуляционной структуры ареалов изученных видов.

Распределение поселений большого и крапчатого сусликов имеет явно выраженный метапопуляционный характер. Географически изолированные популяции крапчатого суслика по данным генетического анализа кластеризуются в 5 группировок (метапопуляций) – G1 Центральную, G2 Юго-восточную, G3 Южную, G4 Северо-западную, G5 Северную. При этом вид формирует очаговую популяционную структуру по сухостепным биотопам, расположенным на водораздельных участках. Большой суслик, как активно расселяющийся вид, используя разветвленную балочно-овражную сеть, формирует разветвленную метапопуляционную систему поселений с диффузно расположенными крупными поселениями в биотопах с пространственным запасом. При этом географически изолированные популяции объединяются в 3 группировки (метапопуляции) – G1 Левобережную, G2 Правобережную (относительно р. Сызранки, разрезающей Ульяновскую обл. на южную и северную части) и G3 Приволжскую.

Распределение степного сурка территории Самарской и Ульяновской обл. также имеет выраженный очаговый (метапопуляционный) характер, но в отличие от сусликов, его ареал сопряжен с элементами мезорельефа и генетически трансформирован былыми реакклиматизационными мероприятиями. Разобщенность популяций поддерживается крупными лесными массивами и реками.

Таким образом, ареалы трех исследованных видов наземных беличьих характеризуются специфической метапопуляционной структурой, сформировавшейся в результате различий экологической адаптации видов к условиям обитания.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (№14-04-00301а, №15-34-50228 мол_нр) и Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2014–2016 год (проект 1315).

ОСОБЕННОСТИ ПРЕКОПУЛЯЦИОННОЙ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ У РЯДА ВИДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА CRICETINAE

Н.Ю. Феоктистова, А.В. Гуреева, Е.В. Поташникова, Поплавская Н.С.,
М.В. Крopotкина, Е.В. Кузнецова

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

Одной из ключевых проблем современной синтетической теории эволюции является проблема вида и видообразования (Mauden, 1997; Крюков, 2003; Querioz, 2007; Павлинов, 2009). До настоящего времени не было выдвинуто ни одной концепции, которая могла бы предложить универсальное определение вида и единые критерии его диагностики (Павлинов, 2009). Тем не менее, одним из важных критериев завершения процесса дивергенции между видом и близкородственными формами является критерий репродуктивной изоляции (Dobzhansky, 1937; Ghiselin, 1974; 2002). Поэтому большинство биологов-эволюционистов рассматривают формирование механизмов изоляции в процессе эволюции как центральную проблему современной теории видообразования. Для видов с ведущей ролью хемокоммуникативных сигналов (в отличие от визуальных и акустических) таких исследований немного (Котенкова, 2014). 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. К настоящему времени уже показано, что в разных систематических группах грызунов относительный вклад механизмов изоляции различается, что, вероятно, связано с особенностями протекания процесса эволюции у разных видов и видовых комплексов (Котенкова, 2014). Химические сигналы своего вида, воспринимаясь рецепторами вомероназального органа, передают информацию в основную (ООЛ) и дополнительную обонятельные луковицы (ДОЛ), а далее в центральную нервную систему (где расположены рецепторы к тестостерону). А тестостерон и его метаболиты повышают сексуальную мотивацию и стимулируют половое поведение самцов (Wilson, 1999). В конечном итоге химические сигналы своего вида вызывают целую цепь гормональных реакций, которые синхронизируют половое поведение партнеров и приводят к успешному уходу и спариванию. В случае экспозиции химических сигналов близких видов происходит фильтрация восприятия этих сигналов. Блокировка гетероспецифического сигнала может происходить на разных уровнях обработки сенсорной информации: рецепторном, ООЛ и ДОЛ (как это показано для домашних мышей (Вознесенская и др., 2010; Амбарян и др., 2011) или на уровне ЦНС (как это показано для сирийских хомячков (Fiber et al., 1993)). У большинства исследованных близкородственных видов, в случае свободного выбора партнера, гетероспецифические спаривания не происходят. Однако у ряда видов гетероспецифические спаривания наблюдаются в лабораторных условиях при отсутствии конспецифических партнеров. Такая ситуация отмечается у ряда эволюционно близких, аллопатрических видов хомячков и хомячков подсемейства Cricetinae: хомячков Кэмпбелла и джунгарского (Феоктистова, 2008; Феоктистова и др., 2010), хомячков рода *Allocricetullus* и хомячков надвидового комплекса *Cricetulus barabensis sensu lato*. Следовательно, у всех этих видов, как показали результаты наших исследований, в условиях отсутствия свободного выбора полового партнера блокировка химических сигналов самок-гетероспецификов не происходит или она происходит только частично и не мешает повышению у самцов уровня тестостерона в плазме крови и осуществлению успешных спариваний. Полученные нами результаты позволяют дополнить предложенную ранее схему „Действия механизмов изоляции ...“ (Амбарян и др., 2010; Котенкова, 2014) для видов, у которых гетероспецифические спаривания возможны.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-04-31325 мол_а.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ МЕХАНИЗМА ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПЕСЦОВ

Е.Я. Фрисман¹, О.Л. Жданова^{1,2}

¹ФГБУН Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

²ФГБУН Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН

axanka@iacp.dvo.ru

Песцы (*Alopex lagopus*, *Canidae*, *Carnivora*) являются привлекательным объектом для исследования механизмов эволюционно-генетического контроля особенностей биологического цикла животных. Естественные популяции этих видов, населяющие прибрежные и континентальные зоны, зависят от различных ресурсов и имеют резко отличающиеся стратегии репродукции. Прибрежные песцы питаются морскими птицами, рыбой, тюленями и морскими беспозвоночными (Hersteinsson and Macdonald, 1996). Из года в год наблюдаются лишь очень небольшие колебания доступности этих ресурсов; вместе с тем каждый год прибрежные песцы производят приплод небольшого размера. Континентальные песцы питаются мелкими грызунами, в основном полевками и леммингами (Angerbjörn et al., 1999), популяции которых характеризуются выраженными циклическими флюктуациями. В голодные годы популяции континентальных песцов демонстрируют низкий репродуктивный уровень. В годы с обильной пищей, когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности, самки континентальных песцов способны произвести до 16–18 детенышей. Средний размер приплода и его дисперсия в континентальных популяциях в среднем в 1,5 раза выше, чем в прибрежных (Tannerfeldt and Angerbjörn, 1996, 1998; Elmhagen et al., 2000). Комплексный сегрегационный анализ размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов, выполненный группой Т.И. Аксенович (Axenovich et al., 2007), показал, что наследование этого признака контролируется основным геном с наследованием малого размера приплода по рецессивному типу.

Для описания возможного механизма закрепления наблюдаемого в настоящее время генетического разнообразия по размеру помета в прибрежных, континентальных и искусственных популяциях песцов мы провели динамическое математическое моделирование соответствующих эколого-эволюционных процессов. Рассмотрены модели г-К-отбора, действующего на разных стадиях жизненного цикла в популяции с возрастной структурой. Оказалось, что наблюдаемое разнообразие достаточно хорошо описывает модель эволюционной динамики популяции, в которой учитываются различия особей по репродуктивной способности и выживаемости детенышей на ранней стадии жизненного цикла, определяемые генетически одним диаллельным геном. Эта модель позволяет получить условия мономорфизма по рассматриваемому признаку в популяциях прибрежных песцов, где пищевые ресурсы практически постоянны, а также условия становления полиморфизма с циклическими колебаниями численности и частоты рассматриваемого гена в континентальных популяциях, где пищевые ресурсы подвержены регулярным резким всплескам и падениям. Кроме того, в искусственных популяциях, где происходит селективный отбор, осуществляемый фермерами с целью увеличения репродуктивного успеха производителей, применение данной модели (с отбором по плейотропному гену) позволяет получить адекватную скорость вытеснения аллеля, обуславливающего производство пометов небольшого размера.

Исследование частично поддержано комплексной программой фундаментальных исследований Дальневосточного отделения РАН “Дальний Восток” и РФФИ (проект 15-29-02658).

ЗАПАДНЫЙ И ВОСТОЧНЫЙ ИЗОЛЯТЫ ПОЛЕВОЙ МЫШИ: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПЯТИ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ

Л.В. Фрисман^{1,2}, А.С. Богданов³, И.Н. Шереметьева², И.В. Картавцева²,
М.В. Павленко²

¹ Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

² Биолого-почвенный институт ДВО РАН

³ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
l.frisman@mail.ru

Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), заселяет обширную географическую область между Центральной Европой и Тихоокеанским побережьем Азии. Ареал *A. agrarius* подразделен на 2 части: одна охватывает Восточную Европу, Казахстан и Сибирь, другая – Дальний Восток России, Китай и Корейский полуостров. Есть данные по полиморфизму ряда микросателлитных локусов в популяциях западного изолята этого вида (Макова et al., 1998), но степень дифференциации микросателлитов между западным и восточным изолятами неясна. С помощью фрагментного анализа мы исследовали изменчивость 5 микросателлитных маркеров (GTTDS8, GATAE10A, CAA2A, GTTF9A и GSADT7S) в выборках полевой мыши из обеих разобщённых частей её ареала.

Рассматривались следующие суммарные выборки: в западном изоляте – Восточная Европа (30 экз.), Казахстан+ Западная Сибирь (26 экз.); в восточном изоляте – Приамурье (30 экз.), материковое Приморье (30 экз.). Всего в общей выборке было обнаружено 58 аллельных вариантов, а по каждому из локусов – от одного (GTTDS8) до 17 аллелей (CAA2A). Наибольшее количество аллелей характеризует суммарную выборку материкового Приморья (47). В выборках западного изолята было выявлено 37 аллельных вариантов, а в выборках восточного изолята – 50. Таким образом, аллельное разнообразие в западном изоляте оказалось ниже, чем в восточном, по-видимому, вследствие происхождения вида в Восточной Палеарктике и его гораздо более длительном существовании там, нежели в Сибири и Европе. Общими для популяций рассматриваемых изолятов оказались 32 аллеля, характеризующие все проанализированные локусы. Полученные значения *Fst* и генетических дистанций отражают умеренную дифференциацию западной и восточной аллопатричных популяционных группировок *A. agrarius* и согласуются с результатами исследований других молекулярно-генетических маркеров (Павленко, Воронцов 1990; Атопкин и др., 2007; Suzuki et al., 2008; Sakka et al., 2010; Koh et al., 2014).

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ВИДОВЫХ АРЕАЛОВ ГРЫЗУНОВ

Л.А. Хляп¹, Л.Г. Емельянова², А.А. Варшавский¹

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

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

khlyap@mail.ru; biosever@yandex.ru

Для изучения области обитания вида важно исследовать не только границы ареала, но и распределение вида внутри него, проанализировать историю формирования, выделить функциональные и другие структурные части.

Прослеживаются следующие подходы изучения и анализа пространственной структуры ареала грызунов:

1. Населенческий – анализ изменений численности вида в пределах ареала, роли вида в сообществах, связей размещения видового населения с факторами среды. Описан в учебных пособиях и разрабатывается с нашим участием (Тупикова, 1969; Емельянова, Огуреева, 2006; Хляп, Варшавский, 2006). Накоплено много фактов по распределению грызунов разных видов в различных регионах России и соседних странах, но они разрознены, и их систематизация затруднена. Значительный объем материалов обобщен в ГИС «Население грызунов...» (Тупикова и др., 1998). Она позволяет выделить внутри видовых ареалов грызунов России спектр структурных частей ареала, характеризующихся различными сочетаниями 3 параметров: численность, доминирование среди грызунов, сплошное или фрагментарное размещение. Для некоторых грызунов мы получили количественные характеристики (в % от общей площади ареала в пределах СССР) всей области сплошного распространения (СР) и той ее части, где отмечена высокая численность вида (> 10 ос. на 100 л-с) (ВЧ). Для рыжей полевки *Myodes glareolus* СР - 64% площади, ВЧ - 13%; красной полевки *Myodes rutilus* - 70% и 10%; красно-серой полевки *Craseomys rufocanus* 57% и 8%. ВЧ каждого вида размещены несколькими пятнами. У рыжей полевки они приурочены в основном к южнотаежным и среднетаежным лесам европейской части России. Области ВЧ красной полевки приурочены к Ср. и Ю. Уралу, Ср. Сибири, Якутии и лесам от верхнего Енисея до юга Байкала, юго-восточного Забайкалья, Сихотэ-Алиня и Сахалина. Высокая численность красно-серой полевки отмечена в южной части Кольского п-ова, литоморфных местообитаниях Урала, среднегорьях Ср. и В. Сибири, Сахалина.

2. Популяционный – анализ современной изоляции структурных частей ареала вида. Полное и логически последовательное исследование выполнено для большой песчанки *Rhombomys opimus*. Проводя границы по практически непреодолимым для этих песчанок современным преградам, удалось разделить ареал вида на изолированные региональные комплексы групп популяций (Дубровский, Кучерук, 1971; Дубровский, 1978; Неронов, Луцкекина, 1980; 1986).

3. Филогеографический – анализ эволюционной истории формирования и становления ареала. С 1980-х гг. (Avisé et al., 1987) очень широко применяется зарубежными и отечественными исследователями для грызунов многих систематических групп. К этому направлению относятся и популяционно-генетические исследования структуры ареала.

4. Динамический – анализ изменения во времени границ и структурных частей ареала. С конца прошлого столетия развивается в связи с изучением инвазий. В простейшем случае выделяют нативную часть ареала и область инвазий. Мы построили и обобщили карты, демонстрирующие этапы расселения грызунов по территории России (Бобров и др., 2008).

5. Функциональный – анализ пространственных структур, имеющих разное значение в поддержании вида. Среди грызунов типичный пример – зонирование ареала *Mus musculus* по степени связей ее популяций с постройками человека и агроценозами (Тупикова, 1947).

Поддержано РФФИ, проекты № 14-05-00961 и № 15-29-02550 РФФИ № 14-50-00029.

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АЛЛЕЛЕЙ ПРИОННОГО БЕЛКА (PRP)
У ЛОСЯ (*ALCES ALCES*) ЕВРАЗИИ: СВЯЗЬ С ИСТОРИЕЙ ФОРМИРОВАНИЯ
ВИДОВОГО АРЕАЛА И С ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К
ПРИОННОМУ ЗАБОЛЕВАНИЮ ХРОНИЧЕСКОГО ИЗНУРЕНИЯ ОЛЕНЕЙ (CWD)**

**М.В. Холодова¹, Е.Ю. Звычайная¹, О.В. Немойкина², П.А. Сорокин¹,
Т.П. Сипко¹**

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

² Томский государственный университет
mvkholod@mail.ru

Болезнь хронического изнурения оленей (CWD, Chronic wasting disease), являющаяся одной из форм трансмиссивной губчатой энцефалопатии (TSE) – смертельно опасное прионное заболевание, впервые описанное для представителей оленьих Северной Америки (Spraker et al., 1997; Williams, 2005; Baeten et al., 2007; Sigurdson, 2008). В отличие от других форм TSE заражение CWD может происходить не только при контакте с больным животным или с частями тела погибших животных, но также с экскретами зараженных животных, сохраняющимися в окружающей среде (Miller, Williams, 2003; Mathiason et al., 2006; 2011; Sigurdson, 2008). При изучении эпидемиологии CWD особое внимание уделяется проблеме генетической предрасположенности к данному заболеванию. К настоящему времени для ряда видов оленьих получены данные, показавшие связь между полиморфизмом гена PRNP, кодирующего прионный протеин (PrP), и устойчивостью животных к CWD (Jewell et al., 2005; Perucchini et al., 2008; Wilson et al., 2009; Robinson et al., 2012). В частности, для лося существуют свидетельства того, что гомозиготность по метионину (М/М) в 209-й аминокислотной позиции белка PrP связана с более высокой предрасположенностью к CWD, а гомозиготность по изолейцину в этой позиции – к устойчивости к этому заболеванию (Huson et al., 2006; Baeten et al., 2007). Полиморфизм PRP исследован преимущественно у оленьих Северной Америки и Скандинавии (Robinson et al., 2012; Wik et al., 2012). Евразийские копытные в целом в этом отношении практически не изучены.

Цель нашей работы – на основании описания полиморфизма аллелей PRP лосей из разных частей Евразии выявить связь с историей формирования видового ареала и оценить потенциальную устойчивость к CWD. Методом, описанным ранее (Jewell et al., 2005; Huson et al., 2006;), получены сиквенсы гена PRNP для 166 образцов лося из разных регионов России: европейской части, Урала, Западной Сибири, Якутии, Чукотки и Севера Амурской области. Полученные сиквенсы ДНК затем транслировались в аминокислотные последовательности. Установлено, что все исследованные образцы лося из европейской части России, Урала и Западной Сибири несут аллели 209M. На северо-востоке ареала помимо аллелей 209M, обнаружены аллели 209I. Доля образцов лося с аллелями 209I в этом регионе составила около 40%. Таким образом, на большей части России обитают лоси с аллелями PRP, связанных с повышенной восприимчивостью к CWD. Учитывая возможность межвидового переноса CWD и длительность инкубационного периода (Belay et al., 2004; Sigurdson, 2008), можно сделать вывод о повышенном риске распространения CWD среди лосей России при интродукции зараженных животных, например белохвостых оленей, из Северной Америки. Установленное соответствие между филогеографической структурой лося по мтДНК и характером распространения аллелей гена PRNP позволило уточнить основные этапы расселения лося по ареалу в Евразии в период между плейстоценом и голоценом и выявить значительную роль Берингии в формировании генетического разнообразия вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 14-04-01135) и программы Фундаментальных научных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем».

ЦИКЛИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ СЕМЕЙНЫХ ОБЪЕДИНЕНИЙ КАБАНОВ (*SUS SCROFA L.*)

С.А. Царёв

Российский государственный аграрный университет (РГАЗУ)

tsarev49@mail.ru

Структура стад кабанов, в течение ряда лет возглавляемых одними и теми же вожаками-доминантами – старыми свиньями ежегодно трансформируются (распадаются) и преобразуются, пополняясь новыми членами после опороса. На протяжении годового жизненного цикла у кабанов закономерно происходят изменения, как в социальной, так и в демографической структуре группировок. Эти изменения, как правило, совпадают с определенными фазами годового моноциклического репродуктивного цикла кабанов.

«Семейным» мечением установлено, что социальная структура группировок кабанов претерпевает полный цикл преобразования, как правило, за 2 года. Весь цикл можно разделить на три этапа. На первом этапе, весной после опороса одиночных самок образуется простейшая группа – первичная семья. Целостность этой группировки поддерживается за счет семейных отношений, в основе которых лежит забота матери о своем потомстве до приобретения молодняком самостоятельности. Перезимовавшие поросята в возрасте старше 8–10 месяцев уже достигают половой зрелости и могут существовать самостоятельно, без помощи взрослых. Мечением установлено, что каждой весной 90% перезимовавших поросят покидают свои семьи и расселяются, поскольку перед опоросом свинья – вожак уединяется, отгоняя прошлогодних поросят из своего выводка. Поэтому длительность существования первичных семей, как правило, составляет всего 1 год. Исключение составляют семьи, где с яловой матерью остаются ее прошлогодние дочери. Это приводит к изменению количественного и демографического состава группы. Однако социальная структура первичных семей остается неизменной до следующей весны.

На втором этапе, весной следующего года, происходит увеличение численности группы за счет нового приплода. Социальная структура первичной семьи остается неизменной только в том случае, когда взрослая свинья (вожак) принесет второй приплод, а ее годовалые дочери прохолостуют. Наоборот, при рождении поросят у одной из дочерей, оставшейся с яловой матерью, происходит преобразование “первичной семьи” в “семейную группу”. В случае, когда две или более половозрелых самок из состава первичной семьи приносят потомство в очередной репродуктивный период образуется семейный союз. Также образуются семейные союзы из семейных групп. Сплоченность семейных объединений поддерживается за счет материнско-детских взаимоотношений между вожаком и ее годовалыми дочерьми и между последними и их детьми, а также брато-сестринских отношений между сестрами-подсвинками и поросятами из одного выводка. На основе систематических контактов между вожаком и новорожденными поросятами в семейных группах и союзах возникают новые “соседские” взаимоотношения (Панов, 1983). Длительность существования семейных групп составляет около одного года.

На третьем этапе, как правило, происходит трансформация (деление) семейных объединений и возвращение их к структуре, характерной для конца репродуктивного сезона первого этапа (т.е. к одиночным самкам, первичным семьям и группам подсвинков). Таким образом, ежегодно весной происходит деление ядра семейных союзов и семейных групп кабанов и возвращение их к исходной или близкой к исходной социальной структуре. Это приводит к упрощению взаимоотношений (взаимосвязей) кабанов до первично-семейных. Процесс модификации группировок, связанный с преобразованием их структуры, трансформации семейных объединений кабанов и естественным расселением перезимовавших поросят происходят в одно и то же время – весной каждого года.

Семейным мечением установлено, что все объединения кабанов основаны на кровном родстве по материнской линии. Пополнение стад новыми членами идет только за счет включения в них прямых потомков половозрелых самок, входящих в ядро группы.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ БОЛЬШОГО СУСЛИКА (*Spermophilus major* Pall.) НА ПРАВОБЕРЕЖЬЕ ВОЛГИ

О.В. Чернышова¹, А.А. Кузьмин², Р.В. Наумов¹, С.В. Титов¹

¹Пензенский государственный университет

²Пензенский государственный технологический университет

oliarabbit@yandex.ru

Был проведен ML-анализ последовательностей фрагментов D-петли мтДНК (n=22) большого суслика с использованием эволюционной модели НКУ. Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop большого суслика оказался высоким (для внутривидового уровня) и изменяется в пределе от 0.0 до 11.8% (3.6%). Построенная по результатам анализа кладограмма объединяет географически изолированные популяции в три группировки (метапопуляции) – G1 Левобережную, G2 Правобережную (относительно р. Сызранки, разрезающей Ульяновскую обл. на южную и северную части) и G3 Приволжскую. Внутри метапопуляций изменчивость последовательностей невелика и составляет для G1 – 0.57%, G2 – 0.04% и G3 – 0.07%. Межпопуляционные различия по этому показателю выше и перекрывают внутривидовые – от 0.2 до 11.4%.

Проведенный анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия (D-петли) популяций большого суслика позволил выделить 9 гаплотипов ($Hd = 0.658$, $Pi = 0.0336$ и $k = 34.2$). Проведение D Tajima-теста, выявил интересную особенность популяционной структуры правобережной части ареала большого суслика. Хотя и незначительная ($0.1 < p$) но близкие к «0» значения показателя Tajima D (0.265) указывает на возможное генетическое равновесие населения и на отсутствие признаков отбора. Построенная медианная сеть (NetWork 4.6.1.2) в целом подтверждает данные, полученные при анализе выше. Результаты медианного теста указывает на существование двух групп генетически близких популяций, расположенных на разных берегах р. Сызранки.

Изучение генетической структуры популяций большого суслика по микросателлитным маркерам с использованием индекса фиксации гамет выявил высокий уровень генетической разнородности локальных популяций *S. major*. Индекс F_{ST} по трем локусам равен 0.477. При сравнении с аналогичными данными по североамериканским видам р. *Spermophilus*, становится очевидным, что популяции большого суслика являются изолированными, а поток генов между ними незначителен. Правильность выделения группировок популяций (метапопуляций) большого суслика по данным изменчивости мтДНК можно проверить по индексам фиксации гамет. Так, в иерархическом ряду индексов фиксации гамет отмечается незначительная тенденция к увеличению их аппроксимированных значений. Таким образом, предложенная группировка популяций имеет право на существование, однако требует большего числа фактических доказательств.

Анализ генетической дистанции (dm^2) на основе модели пошаговой мутации между популяциями в выделенных группировках (метапопуляциях) по микросателлитным данным (STR1) показал менее значительный размах изменчивости (при сравнении средних и максимальных значений) только в метапопуляции G1 Левобережье Сызранки (0.480, 4.000, соответственно) по сравнению с G2 Правобережье Сызранки (0.895, 2.983, соответственно). Этот факт свидетельствует о том, что дивергенция популяций во второй группе произошла позже, нежели в первой, а распространение большого суслика в левобережье Сызранки является совсем недавним событием.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (№14-04-00301а) и Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2014–2016 год (проект 1315).

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ У ГРЫЗУНОВ: КАК СООТНОСЯТСЯ УРОВНИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ?

Г.И. Шенброт

Институт исследования пустынь,
Университет Негева им. Бен-Гуриона, Израиль
shenbrot@bgu.ac.il

Проанализирована дифференциация экологических ниш между внутривидовыми формами, близкими и удаленными видами в двух группах грызунов (*Arvicolinae* и *Dipodoidea*). Сравнения проводили внутри видов с известной филогеографической структурой и между генетически (цитохром-б) исследованными видами в тех случаях, когда количество известных точек находок было достаточно для анализа дифференциации экологических ниш. Для анализа, с использованием ГИС (ArcMap 10.3.1) проведено определение 15 количественных параметров среды (рельеф, климат, растительность) в точках находок двух сравниваемых форм, а также в случайных точках в областях распространения этих форм. Результаты обрабатывались методом дискриминантного анализа. Уровень дифференциации экологических ниш определялся как отношение дистанции Махаланобиса между средой в точках находок двух сравниваемых форм к дистанции между средой в случайных точках в областях распространения этих форм; статистическая достоверность оценивалась при помощи bootstrap-процедуры. Экологические ниши определялись как дивергентные или конвергентные, если среда в точках находок двух сравниваемых форм отличалась статистически значимо больше или меньше, чем среда в случайных точках в областях распространения этих форм, соответственно; в случае статистически не достоверных различий, экологические ниши определялись как эквивалентные. Результаты анализа показывают, что случаи эквивалентности ниш сравнительно редки. Как конвергенция, так и дивергенция ниш проявляются с примерно одинаковой частотой и являются альтернативными путями эволюции ниш на внутривидовом уровне и на уровне аллопатрических близких видов. На уровне симпатрических близких видов и эволюционно удаленных видов, доминирующим путем эволюции ниш становится дивергенция. На всем массиве данных выявлена относительно слабая, но статистически достоверная положительная корреляция между уровнями экологической дифференциации и генетической дивергенции. Проведенный анализ подтверждает гипотезу связи дифференциации ниш со временем, прошедшим после видообразования (Peterson et al., 1999), согласно которой, эволюция экологических ниш почти не выражена до и во время процесса видообразования, и дифференциация ниш происходит позднее. Результаты также подчеркивают важность межвидовой конкуренции между близкими симпатрическими видами как движущей силы отбора, ведущего к дифференциации экологических ниш.

ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ПОЛЕВКИ *MICROTUS FORTIS* (BÜCHNER, 1889)

И.Н. Шереметьева

Биолого-почвенный институт ДВО РАН

sheremet76@yandex.ru

Восточная Палеарктика - обширная область со сложной структурой рельефа и разнообразными условиями обитания, которые в конце третичного и особенно четвертичного периода, претерпели серьезные ландшафтно-климатические изменения (Величко, 2009). Кроме того последние 4 тысячи лет в этом районе, происходили глобальные изменения связанные с сельскохозяйственной деятельностью человека (Makohonienko M., Kitagawa H., et al., 2004). Возникающие в результате этих изменений разрывы ареалов и последующие расселения приводили к усложнению географической структуры видов. Однако степень изученности структуры отдельных видов Восточной Палеарктики остается не достаточной (Sakka et al., 2010; Iwasa et. al., 2009; Xie JY, Zhang ZB, 2005), несмотря на то, что исследования этой области имеют очень большое теоретическое и практическое значение.

Дальневосточная полевка *Microtus fortis* Buchner, 1889 - политипический вид (Громов, Ербаева, 1995), распространенный на обширной территории Маньчжуро-Китайской подобласти Восточной Палеарктики. Несмотря на широкое распространение, популяции имеют мозаичное распределение по ареалу, а на периферии ареала имеется ряд изолированных популяций на островах залива Петра Великого (Костенко, 2000; Чугунов, Катин, 1984; Шереметьев, 2001), на севере Сахалина и в баргузинской котловине, время формирования, которых от 7 до 11 тыс. лет. Благодаря широкому ареалу и большому количеству и разнообразию изолированных популяций дальневосточная полевка представляет большой интерес для филогеографических реконструкций, однако подобные исследования были незначительны (Шереметьева, 2005; Харинг et al., 2011; Zongming et al. 2012; Гусков, Шереметьева, 2012). Цель – изучить филогеографию и внутривидовую структуру вида и предположить гипотезу формирования пространственного распределения генеалогических линий в связи с эволюционной историей вида.

В работе были использованы последовательности контрольного региона мтДНК полученные от 336 особей дальневосточной полевки (из них 234 последовательности взяты из банка генов). Проанализировано 12 островных и 40 материковых выборок. Было обнаружено 6 филогенетических линий различия, между которыми фиксированы минимум по 9-15 нуклеотидным позициям. Четыре линии были обнаружены у полевок юго-восточного Китая: три отмечены у особей с бассейна р. Янцзы, одна – у особей бассейна р. Сицзян. Остальные две линии выявлены у полевок северной части ареала.

В результате анализа изменчивости контрольного региона мт ДНК обнаружена несогласованность полученных результатов и литературных данных по распространению подвидов. Высказано предположение о смене на материковой части севера ареала основного гаплотипа в период с 11 до 9 тыс. лет назад.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта “Конкурса ДВО РАН 2004 г.” № 13 Г. И грантов РФФИ 12-04-00662а и 15-04-03871.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НАСЕКОМОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

Шефтель Б.И.¹, Банникова А.А.², Лебедев В.С.³

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

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

³Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова

borissheftel@yahoo.com

В последние десятилетия исследователи обратили внимание на то, что некоторые хорошо морфологически дифференцированные виды практически идентичны по строению ДНК, и наоборот некоторые хорошо генетически дифференцированные виды, морфологически практически не различимы. Подобные ситуации отмечены у многих групп животных, в том числе и у насекомоядных млекопитающих Восточной Палеарктики. Хороший пример, этого феномена – белозубки, входящих в надвид «малая белозубка». К этому надвиду относится около 7–8 форм, дифференциация которых может соответствовать видовому статусу. Из всего обилия форм этого надвида для примера рассмотрим три: малую (*Crocidura suaveolens*), сибирскую (*Cr. sibirica*) и маньчжурскую белозубок (*Cr. shantungensis*). Малая и маньчжурская белозубка морфологически едва различимы между собой, однако по *cytb* их различия значительны и позволяют предположить, что дивергенция этих форм произошла около 1 млн. лет назад. Напротив малая и сибирская белозубки существенно различаются размерами тела, окраской и, что очень важно, соотношением промежуточных зубов. Систематики, изучавшие эту группу, никогда не высказывали мнение о конспецифичности этих форм, но по *cytb* малая и сибирская белозубки практически идентичны. Следует обратить внимание на то, что малая и маньчжурская белозубки после изоляции, обитали практически в сходных степных ландшафтах, малая предположительно – в Казахстане, а маньчжурская – в Маньчжурии. Сибирская белозубка населяет богатые таежные леса, местообитание не типичное для белозубок. Схожая ситуация отмечена и в подроде *Otisorex* рода бурозубок (*Sorex*). Подрод *Otisorex* типичен для Северной Америки, и только три вида – парамуширская, камчатская и бурозубка Джексона встречаются в Палеарктике. Морфологически все эти формы хорошо различимы, но по митохондриальной ДНК они идентичны. Ареалы этих видов не перекрываются, и обитают они в разных ландшафтах. Так бурозубка Джексона встречается в тундре севера Чукотского полуострова, камчатская бурозубка в тайге Камчатки, а парамуширская в кустарниковых местообитаниях о-ва Парамушир. Сходные ситуации могут возникать и на родовом уровне. Так пегий путорак (*Diplomesodon pulchellum*) морфологически сильно дифференцированная форма, поэтому систематики никогда не сомневались, в том, что он относится к отдельному монотипическому роду. Однако молекулярные исследования митохондриальной и ядерной ДНК показали, что пегий путорак не отличается от рода белозубок (*Crocidura*). При этом малая белозубка (*Cr. suaveolens*), генетически более сходна с путораком, чем с очень похожей на нее по морфологическим признакам белобрюхой белозубкой (*Cr. leucodon*). Уникальность путорака кроме морфологии состоит в том, что это единственная белозубка, способная обитать на песчаных барханах. Таким образом, мы предполагаем, что сильная морфологическая дифференциация происходит, когда одна из форм заселяет ландшафт не типичный для группы, к которой она относится, и наоборот, длительная изоляция, при которой формы обитают в сходных ландшафтах, приводит только к генетической дифференциации и практически не затрагивает морфологию. Возможно, что этим феноменом объясняется и существование мелкой формы мюгера на юге Приморья, но этот вопрос требует дополнительных исследований. Работа поддержана проектом РФФИ № 15-29-02771офи-м.

ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА *SOREX ARANEUS* L. – ВЕТКА С ЛИСТЬЯМИ

Н.А. Щипанов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
shchipa@mail.ru

В настоящее время «вид» занимает центральное положение в теоретических и прикладных биологических исследованиях (Richards, 2010; Pavlinov, 2013). Содержание термина неоднократно менялось, однако, принципиальных изменений в подходе к выделению вида не произошло. Принцип классификации Аристотеля восходит к «идеям» Платона. «Идея» – идеальный образ. Каждый отдельный объект не идеален, но если он отличается от некоторой «идеи» (идеальной модели) меньше, чем от другой, его целесообразно относить к первой совокупности. Типологическая концепция вида Линнея – логическое развитие системы Аристотеля. С появлением эволюционного мышления вид воспринимается как стадия в эволюции (Dobzhansky, 1937), как группа организмов, которая внутри себя представляет некую генетическую общность и в той или иной степени изолирована от других групп. Представления о единой генетической сущности вида тесно связаны с понятием «репродуктивная изоляция», ключевым критерием в концепции «биологического» вида. Однако Майр (Mayr, 1963) сам указывает на очевидные случаи нарушения изолирующих механизмов и выделяет 5 градаций, охватывающих различные варианты межвидовой гибридизации. В итоге, несмотря на появление методов генетического анализа, позволяющих установить степень родства, вопрос объема «идеи» к которой следует относить объект остается актуальным. Хорошую иллюстрацию к сказанному представляет *S. araneus*. Группа видов “*araneus*”, маркированная особенностями кариотипа (Zima *et al.*, 1998; Biltueva *et al.*, 2011), подразделяется на подгруппы: “*araneus*” и “*arcticus*” (Zima *et al.*, 1998). За исключением *S. daphaenodon* виды подгруппы “*araneus*” могут рассматриваться как криптические виды. Наибольшим разнообразием кариотипа отличается *S. araneus*, который образует не менее 70 хромосомных рас (Щипанов, Павлова, в печати). Межрасовые гибридные зоны по характеристикам клин соответствуют «напряженным» гибридным зонам (Searle, Wojcik, 1998) и характеризуются нехваткой гибридов, бимодальностью (Bulatova *et al.*, 2011), что может характеризовать начало видообразования (Jiggins, Mallet, 2000). Кроме того, вид структурирован на популяции, которые внутри расы различаются не менее, чем популяции разных рас, а иногда и видов, как по молекулярным (Horn *et al.*, 2012), так и по морфологическим (Polly, 2007; Shchipanov *et al.*, 2014) характеристикам. Сходство дистанций в последнем случае измеряют как отношение дисперсии частот признаков внутри выборки к общей дисперсии, то есть различия соответствуют общим принципам классификации объектов. Однако ранг расы и популяции различен. Если расы представляют собой «побег» с потенциально самостоятельной эволюционной судьбой, то популяции – скорее «листья» на этих побегах: можно обнаружить значительные различия между парой популяций, но большинство популяций – краткосрочные образования. Если в случае *S. araneus* такая аналогия может быть прослежена благодаря маркировке «побегов» кариотипом, то в других случаях различить «лист» и «побег» сложно. Замечу, что с точки зрения прогнозирования свойств, выделяемой совокупности особей, популяция также ценна, как и высокоранговая группировка. В целом же есть смысл рассматривать вид не как некую обособленную отдельность особей, а скорее, как ветку с побегами и листьями. При этом, хотя и можно определить порядок ветвления, выделение ветви как таковой остается достаточно произвольным. Однако с прикладной точки зрения наибольшую ценность представляет предсказуемость свойств в совокупностях всех уровней.

Работа поддержана грантом РФФИ 15-04-04759.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ЖЕЛТОГОРЛОЙ МЫШИ (*SYLVAEMUS FLAVICOLLIS* MELCH., 1834, MURIDAE, RODENTIA) НА ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Л.Э. Ялковская, П.А. Сибиряков, С.В. Зыков
Институт экологии растений и животных УрО РАН
e-mail: lida@ipae.uran.ru

S. flavicollis – типичный представитель Европейской фауны. Ареал вида приурочен к зоне широколиственных лесов и занимает значительную территорию от Великобритании через большую часть континентальной Европы до Урала. Филогеография вида достаточно хорошо изучена (Michaux et al., 2004), однако материал с обширной территории восточной части ареала (Восточно-Европейская равнина) представлен единичными экземплярами и полностью отсутствуют данные для восточной границы распространения.

Впервые проведено исследование изменчивости митохондриальной ДНК с использованием в качестве маркера полый последовательности гена цитохрома b (1143 п.н.) у *S. flavicollis* вблизи восточной границы распространения вида на Урале. Среди 35 образцов из четырех популяций, одна из которых обитает примерно на 160 км восточнее известной границы ареала (Изварин и др., 2010), обнаружено 16 гаплотипов, все являются оригинальными и ранее не описаны. Сравнительный анализ с включением 96 последовательностей, представленных в базе данных GenBank (Michaux et al., 2004, 2005), показал, что гаплотипы с восточной границы ареала вида относятся к ранее выделенной кладе I широко распространенной на территории Европы, а именно, к субкладе Ib (Michaux et al., 2004) и группируются вместе с гаплотипами *S. flavicollis* из Греции, Румынии, Эстонии, Латвии, Беларуси и России (Самарская обл.). Анализ распространения и филогенетических взаимоотношений внутри и между митохондриальными линиями *S. flavicollis* в европейской части ареала показывает близкое родство между уральскими популяциями (восточная граница ареала вида) и популяциями *S. flavicollis* из Прибалтики. Однако остается открытым вопрос о возможности распространения на территории Восточно-Европейской равнины других митохондриальных линий, выделяемых в качестве субклад в кладе I (Michaux et al., 2004), которые также обнаружены в восточной части ареала на территории Беларуси и России, что ограничивает возможности полноценной реконструкции истории расселения данного вида по территории, занимаемой в настоящее время.

Работа поддержана РФФИ проект №14-04-00614.

СТРУКТУРА ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ
Материалы конференции.

М.: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 92 с.

Отпечатано в ООО “Галлея-принт”
5-я Кабельная ул., 2а

Подписано в печать 7.10.2015. Печать офсетная.
Объем 7,7 уч. изд. л. Тираж 100 экз.