

## ФИЛОГЕОГРАФИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛЕТЯГИ (*Pteromys volans* L., 1785) И ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННОГО ВИДОВОГО АРЕАЛА: НОВЫЕ ДАННЫЕ

© 2015 г. Л. Э. Ялковская, академик РАН В. Н. Большаков,  
П. А. Сибиряков, А. В. Бородин

Поступило 12.01.2015 г.

DOI: 10.7868/S0869565215160288

Обыкновенная летяга (*Pteromys volans* L., 1758) – единственный представитель подсемейства Pteromyinae, встречающийся на территории Северной Евразии. Местообитания вида приурочены к зоне лесов, преимущественно хвойных, частично к лесостепной зоне и зоне лесотундр. Ареал занимает территорию Евразии от Скандинавии, Финляндии и Балтийского моря до Восточной Сибири и Корейского полуострова, а также острова Сахалин и Хоккайдо [1, 2]. Хотя результаты филогеографических исследований с использованием гена цитохрома *b* (*cyt b*) митохондриальной ДНК в качестве маркера представлены в ряде работ [3, 4], неизученной остается центральная часть ареала – территория Урала и Западной Сибири (рис. 1). Также не до конца ясна история формирования и внутривидовой дифференциации *P. volans* в процессе освоения видом лесной зоны Евразии.

В этой связи цель настоящей работы – определить положение белки-летяги с территории Урала в филогеографической структуре вида, сопоставить данные филогеографии и палеонтологии, описать, используя метод молекулярных часов, историю формирования и внутривидовой дифференциации *P. volans*.

Актуальность исследования определяется не только его теоретической значимостью для понимания истории становления современного ареала обыкновенной летяги и роли Уральского региона в формировании генетического разнообразия современных представителей отряда Rodentia, но и с точки зрения проблемы сохранения биоразнообразия. Несмотря на значительную область распространения, повсеместно отмечается сокращение численности *P. volans*. В первую очередь из-за

нарастания объемов лесопользования, что послужило поводом для присвоения виду на большей части ареала природоохранного статуса. Понимание процессов, лежащих в основе формирования внутривидовой генетической структуры, оценка генетического разнообразия популяций и степени родства между ними имеют непосредственное отношение к охране редких видов.

Для анализа положения белки-летяги с территории Урала в филогеографической структуре вида для пяти особей *P. volans* из трех локалитетов Среднего Урала (рис. 1) была секвенирована полная последовательность гена *cyt b* (1140 пар оснований).

В работе использовали коллекционные материалы музея ИЭРиЖ УрО РАН. ДНК выделяли из мышечной ткани методом солевой экстракции [5]. Амплификацию гена *cyt b* осуществляли с помощью праймеров L7 и H6 [6]. Секвенирование проводили с использованием набора реактивов “Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit” V. 3.1 (“Applied Biosystems”, США) по методике производителя на секвенаторе ABI Prism 3130 (“Applied Biosystems”). В анализ были включены данные о 63 последовательностях гена *cyt b* *P. volans* (5 – оригинальные данные с территории Урала и 58 – данные GenBank [3, 4, 7]). В качестве внешней группы использовали две последовательности гена *cyt b* *P. tomonga*.

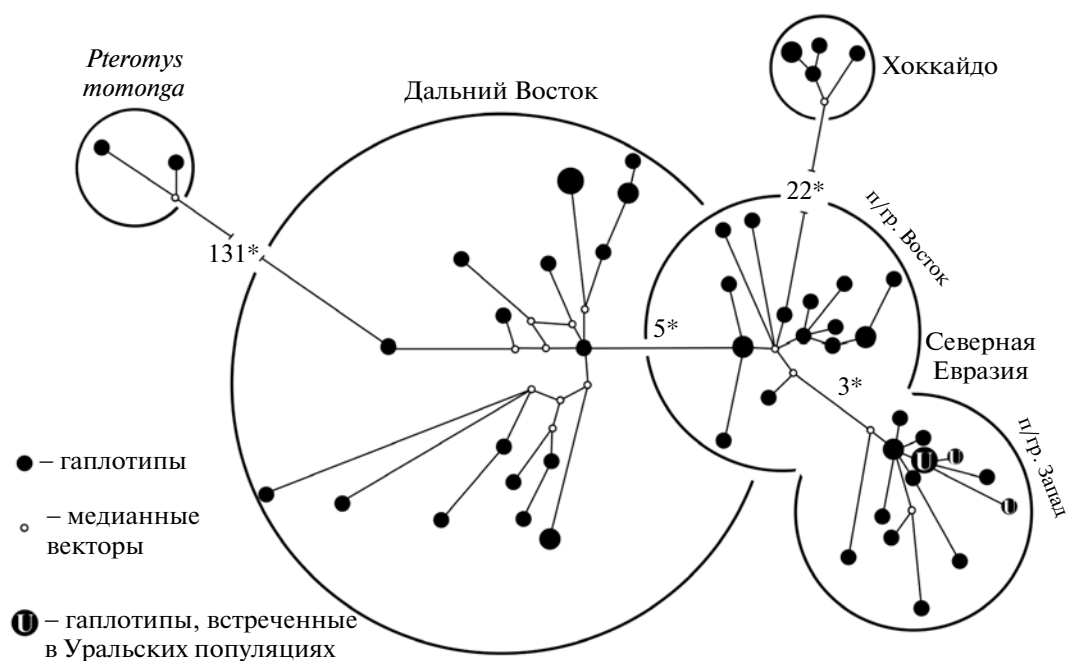
Среди 63 анализируемых последовательностей гена *cyt b* *P. volans* выявлено 48 уникальных гаплотипов, два из них при анализе оригинальных данных – у летяг, обитающих на территории Урала.

Результаты проведенного филогеографического анализа согласуются с данными предыдущих исследований [3, 4]. Внутри непрерывного ареала *P. volans* дифференцируются три филогруппы с четкой географической локализацией – “Хоккайдо”, “Дальний Восток” и “Северная Евразия” с обособлением внутри последней подгруппы – “Северо-Западная Евразия”, распро-

Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской Академии наук,  
Екатеринбург  
E-mail: lida@ipae.uran.ru



**Рис. 1.** Точки сбора образцов, использованных при анализе последовательностей гена *cyt b*. Серым цветом обозначен ареал *P. volans*. Фрагмент внутри рисунка – принадлежность образцов к филогеографическим группам. Значки черного цвета – полученные нами данные, значки белого цвета – данные литературы [3, 4].



**Рис. 2.** Медианная сеть гаплотипов гена *cyt b* *P. volans* (Median joining, Network v. 4.6.1.2). Размер узлов сети эквивалентен числу идентичных последовательностей, включенных в данный узел, длина ветвей эквивалентна числу замен.

страненной в европейской части ареала вида, а также на юго-востоке Западной Сибири (рис. 1–3). Гаплотипы уральских летяг относятся к подгруппе “Северо-Западная Евразия” группы “Северная Евразия” (рис. 2). Принадлежность образцов с западного и восточного склона Урала к одной филогруппе подтверждают вывод об отсутствии в

постледниковый период барьерной роли Уральских гор в расселении *P. volans*, ведущих древесный образ жизни, в отличие от наземных грызунов [3].

Наибольшие средние внутригрупповые расстояния (СВР) выявлены в группе “Дальний Восток” – 0.009 (SD = 0.001), что с учетом занимае-

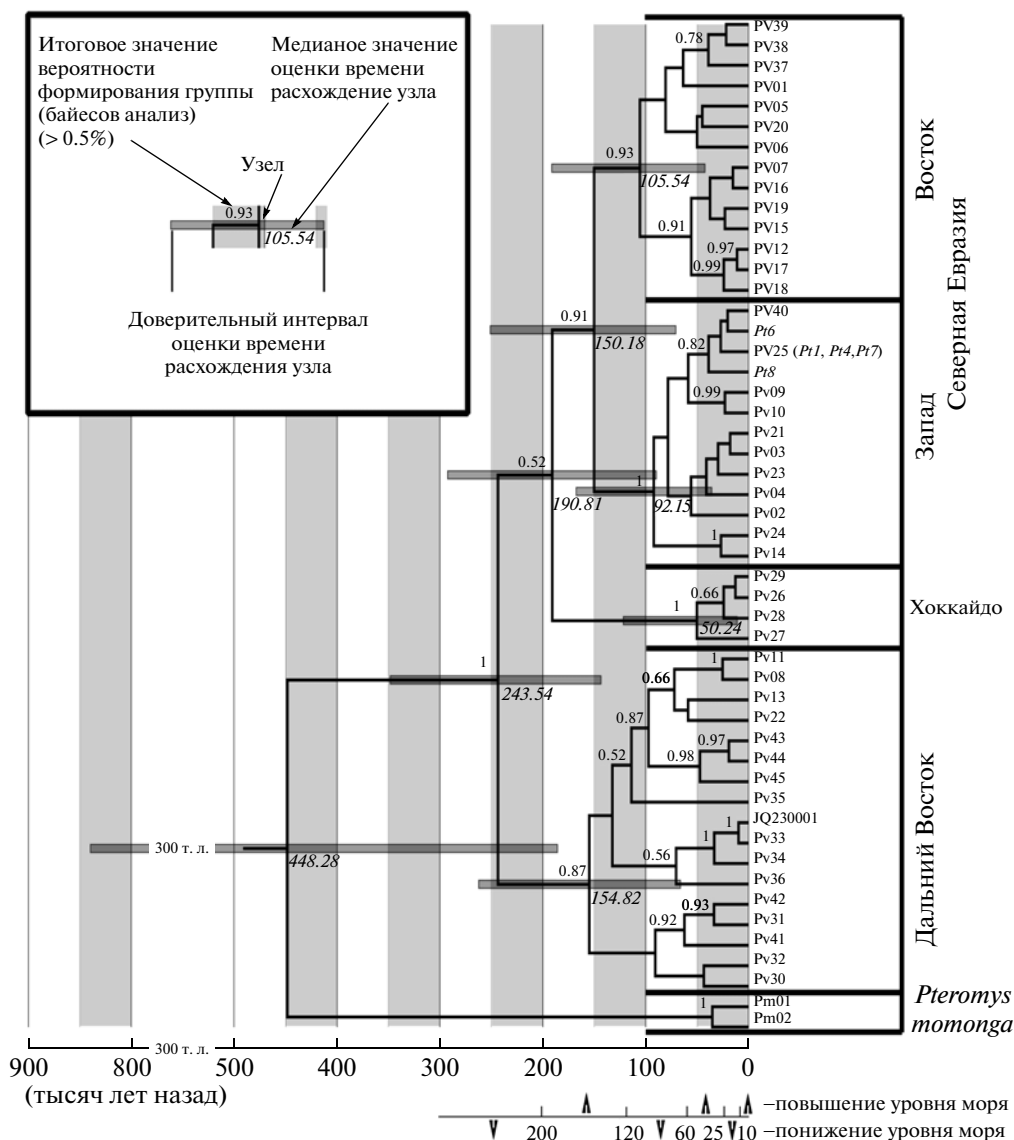


Рис. 3. Хронограмма, построенная с использованием пакета программ BEAST v. 1.8.0. Pv – ранее описанные гаплотипы [3, 4], Pt – полученные нами данные, Pm – гаплотипы *P. tomonga*.

мой ею относительно небольшой территории (рис. 1) указывает на давность появления этой группы. СВР в группе “Северная Евразия” – 0.007 (SD = 0.001), но для подгрупп, на которые она разделяется, уровень внутригрупповых различий почти в два раза ниже, чем в среднем по группе (для каждой из подгрупп – 0.004, SD = 0.001), что, учитывая величину занимаемых ими территорий, свидетельствует об их относительно недавнем и быстром расселении. Согласно имеющимся в литературе данным время дивергенции “Хоккайдо” – 0.4–0.2 млн лет назад (л. н.), “Северной Евразии” – 0.14–0.07 млн л. н. [3].

Данные о палеонтологических находках *P. volans* немногочисленны. Согласно радиоуглеродным датировкам на значительной территории

Евразии (Беларусь, Урал, Западная Сибирь, Якутия [8–10]) летяга появилась во второй половине голоцена – период формирования современной лесотаёжной зоны. Так, белка-летяга не отмечена в многочисленных местонахождениях четвертичных фаун мамонтовой биоты Урала, наиболее древние из которых могут быть отнесены к микулинскому межледниковью (Eemian), т.е. древнее 100 тыс. л. н. На Южном и Среднем Урале *P. volans* зафиксирован как редко встречаемый вид только в позднем голоцене, когда фауна приобретает типичные лесотаёжные характеристики.

Более древние датировки *Pteromys* известны у особей с Дальнего Востока – 24–30 тыс. и 13.8–14.2 тыс. л. н. [11] и Прибайкалья – 33 тыс. л. н. [12]. Здесь остатки летяги в позднплейстоцено-

вых отложениях встречаются совместно с видами, исчезающими в данных регионах в голоцене.

Противоречивость филогеографических и палеонтологических данных заключается в том, что возраст самых древних находок *P. volans* из пещер Алтая, согласно датировкам, 29.2–69 тыс. л. н. и более [13]. Тем не менее современные летяги Алтая попадают в одну подгруппу с уральскими – “Северо-Западная Евразия”, которая генетически однородна и является, по сути, одной из самых молодых.

Для расчета времени дивергенции внутривидовых группировок *P. volans* мы рассматривали три калибровочных диапазона дат – предполагаемое время существования общего предка всех *P. volans* (материковые и островные популяции) –  $250 \pm 50$ ,  $70 \pm 15$  и  $16 \pm 5$  тыс. л. н. Каждый из диапазонов совпадает с периодами понижения уровня моря в районе Японских островов [14], что принято связывать с похолоданием климата. Для верификации получаемых результатов также были использованы известные данные о палеонтологических находках *P. volans* и данные о находках *P. tomonga* на Японских островах [15].

Полученные результаты отличаются от выдвинутых ранее предположений [3] относительно последовательности и времени расхождения филогрупп. Расчеты с использованием трех выбранных диапазонов дат показали, что только результаты анализа, включающего самый ранний –  $250 \pm 50$  тыс. л. н. – не противоречат известным палеонтологическим и палеоклиматическим данным (рис. 3). Согласно им время расхождения *P. volans* – *P. tomonga* около 450 тыс. л.н.; первая дивергенция *P. volans* на группы “Дальний Восток” и группу, включающую позже разделившиеся “Северная Евразия” и “Хоккайдо”, – около 240 тыс. л. н.; время изоляции островной группы “Хоккайдо” – около 200 тыс. л. н.; начало внутренней дифференциации групп “Дальний Восток” и “Северная Евразия” – период 200–120 тыс. л. н.

Полученные результаты снимают вопрос о возможности существования белки-летяги в плейстоценовых фаунах от Дальнего Востока до Алтая, но не отвечают на вопрос о том, почему экспансия этого вида в более северные и западные регионы реализовалась только в голоцене. Для окончательного вывода в отношении времени происхождения современных *P. volans* и исто-

рии формирования видового ареала необходимы данные молекулярно-генетического анализа палеонтологических находок.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14–04–00614 и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ НШ-2840.2014.4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Nowak R.M. Walker's Mammals of the World. 6th Ed. Baltimore; L.: Johns Hopkins Univ. Press, 1999. V. 2. P. 1247–1250.
2. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области: справочник-определитель. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 240 с.
3. Oshida T., Abramov A., Yanagawa H., Masuda R. // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 1191–1196.
4. Lee M.-Y., Park S.-K., Hong Y.-J., Kim Y.-J., Voloshina I., Myslenkov A., Saveljev A.P., Choi T.-Y., Piao R.-Z., An J.-H., Lee M.-H., Lee H., Min M.-S. // Animal Cells and Syst. 2008. V. 12. P. 269–277.
5. Aljanabi S.M., Martinez I. // Nucl. Acids Res. 1997. V. 25. № 22. P. 4692–4693.
6. Tougaard C., Brunet-Lecomte P., Fabre M., Montuire S. // Biol. J. the Linnean Soc. 2007. V. 93. P. 309–323.
7. Ryu S.H., Kwak M.J., Hwang U.W. // Mol. Biol. Rept. 2013. V. 40. P. 1917–1926.
8. Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене. Автореф. д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1994. 58 с.
9. Боесков Г.Ф. Формирование современной териофауны Якутии: Поздний плейстоцен–голоцен. Автореф. д-ра биол. наук. Якутск, 2005. 42 с.
10. Косинцев П.А., Бачура О.П. // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 9. С. 1098–1106.
11. Панасенко В.Е., Тиунов М.П. // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 6. С. 60–67.
12. Оводов Н.Д. Новейшие археозоологические исследования в России. М.: Языки славянской культуры, 2003. С. 198–214.
13. Деревянко А.П., Шуньков М.В., Агаджанян А.К., Барышников Г.Ф., Малаева Е.М., Ульянов В.А., Кулик Н.А., Постнов А.В., Анойкин А.А. Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая. Условия обитания в окрестностях Денисовой пещеры. Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2003. 448 с.
14. Kaizuka S. // GeoJournal. 1980. V. 4. № 2. P. 101–109.
15. Kawamura Y. // Mem. Faculty Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Mineral. 1988. V. 53. № 1/2. P. 331–348.