

БІЯЛОГІЯ

УДК 575.17

В. Н. Орлов, Ю. М. Борисов, В. А. Бахарев

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ШИРОКОЙ ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS* L. БЕЛАРУСИ В ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЫЙ ПЕРИОД

Обсуждается вопрос хромосомных перестроек в восточноевропейских популяциях обыкновенной бурозубки. Возникновение мономорфных форм объясняется длительной изоляцией выживших популяций в небольших рефугиумах под жестким воздействием естественного отбора.

Введение

Резкие изменения природной среды в чередовании холодных и теплых эпох плейстоцена и связанные с ними процессы фрагментации и расширения ареалов автохтонных видов изменяли генетическую структуру популяций. Анализ географического распространения широкого спектра робертсоновских хромосомных перестроек у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) позволяет в ряде случаев проследить современные или существовавшие в прошлом генные потоки между популяциями.

Кариотип *Sorex araneus* на протяжении обширного ареала от Британских островов до озера Байкал имеет изменчивое число аутосом ($2Na = 20 - 33$) за счет робертсоновских транслокаций в различных комбинациях 5 (6) пар исходно акроцентрических хромосом (g, h, I, k, m, n, o, p, q, r). Оказалось, что бурозубки – носители определенного варианта полученного в результате различных комбинаций этих хромосом, составляющих метацентрические и акроцентрические хромосомы, – занимают конкретные территории. Было определено, что территориальные группировки популяций с общим по происхождению набором диагностических хромосом, акроцентрической и метацентрической группы g-r (без j1) представляют у *Sorex araneus* хромосомные расы. На сегодня известно 70 хромосомных рас.

При относительной изученности ареала хромосомных рас *Sorex araneus* на больших территориях ее обитания остаются белые пятна. В частности, в Восточной Европе неизвестно, какие хромосомные расы бурозубок населяют большую территорию на протяжении более 300 км в северо-восточном направлении от г. Лепель (Беларусь). Ближайшая точка в этом направлении, где определена хромосомная раса *Sorex araneus*, – это окрестности г. Западная Двина (раса Зап. Двина).

В восточном направлении от г. Лепель также неизвестно, что за хромосомные расы обитают на территории почти в 400 км. Только в 50 км западнее Вязьмы (под Издешковым) живут бурозубки расы Москва. Места в 100 км южнее в окрестностях г. Спас-Деменск населяет уже другая хромосомная раса бурозубки Нерусса. От этого места до г. Лепель по прямой более 400 км.

Все эти четыре хромосомные расы *Sorex araneus* имеют 5 метацентрических диагностических хромосом: Лепель (gm, hk, ip, nq, or), Зап. Двина (gm, hk, ip, no, qr), Москва (gm, hi, kr, no, pq), Нерусса (go, hi, kt, mn, pq), отличающиеся различными комбинациями составляющих их акроцентрических хромосом (g, h, I, k, m, n, o, p, q, r).

С другой стороны, известно, что в 250 км южнее мест обитания расы *Sorex araneus* Лепель найдена хромосомная раса Бобруйск (g, hi, k, m, n, o, p, q, r) с 8 парами акроцентрических диагностических хромосом и только одной парой диагностических метацентрических хромосом (hi), к которой относятся бурозубки, живущие в этом обширном регионе между гг. Лепель, Зап. Двина, Вязьма, Спас-Деменск и Бобруйск. Есть ли здесь гибридные зоны между различными хромосомными расами и особенно между контрастными по числу акроцентрических хромосом?

Настоящая работа посвящена первым (предварительным) результатам, позволившим нам определить, какие хромосомные расы и их гибридные формы обитают на обширной территории от г. Смоленска (Россия) до г. Борисов (Беларусь).

Материал и методы. Для выполнения настоящей задачи по маркированию расселения хромосомных рас *Sorex araneus* на территории России и Беларуси протяженностью порядка 300 км мы выбрали 5 реперных точек отлова в бассейне реки Днепр. Изучено 10 обыкновенных бурозубок *Sorex araneus*, в том числе 8 из 4 точек с территории Беларуси и 2 особи *Sorex araneus* из района п. Кардымово (д. Бережняны), что в 30 км восточнее г. Смоленска. Все бурозубки отловлены из бассейна притоков правого и левого берегов реки Днепр. От 1-ой точки отлова

(д. Бережняны Смоленской области) до 5-ой точки в окрестностях г. Березино по прямой 330 км. От 1-ой точки отлова до 2-ой точки отлова – 150 км, от 2-ой до 3-ей точки отлова – 50 км, от 3-ей точки отлова до 4-ой – 100 км и от 4-ой точки до 5-ой точки отлова – 70 км на юг.

В северной части ареала расы Зап. Двина изучено 32 особи животных, в том числе на северо-восточном берегу озера Лучанское изучено 15 бурозубок, а также в 5 км севернее у п. Любино изучено 10 зверьков, в 5 км северо-восточнее п. Любино изучено 4 особи, в 10 км с-в Любино – 2 и в 15 км северо-восточнее пос. Любино – 1 *Sorex araneus*.

Хромосомные препараты готовили прямым методом из клеток костного мозга и селезенки, соблюдая следующие этапы, согласно модификациям А. И. Козловского: 1) колхицинирование животного 0,1 мл 0,01% раствора колхицина в течение 30–40 минут; 2) вымывание костного мозга физраствором (37° С) из шприца с тонкой иглой в 15-миллиметровую коническую пробирку (или в 2,0 мл эппендорфу), с добавлением в неё клеток селезенки; 3) 5-минутное центрифугирование при 1 000 оборотах, со сливом надосадочной жидкости; 4) ресуспензирование осадка в растворе KCL (0,56%) с последующей гипотонической обработкой при 37° С в течение 12–14 минут; 5) 6-минутное центрифугирование со сливом надосадочной жидкости; 6) первая фиксация (5–10 мин) смесью метилового спирта и ледяной уксусной кислоты (9 к 1); 7) 5-минутное центрифугирование; 8) вторая 5-минутная фиксация ледяной уксусной кислотой; 9) 5-минутное центрифугирование; 10) третья и заключительная фиксация смесью метилового спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 к 1. Клеточные суспензии хранили в холодильнике при температуре -20°С. Тройная последовательная фиксация клеточной суспензии проводилась для получения более качественного и информативного рисунка дифференциальной окраски хромосом. В полевых условиях первая-третья фиксации чаще проводились метиловым спиртом и уксусной кислотой в соотношении 3 к 1. Хромосомные препараты готовили путем раскапывания суспензии клеток на чистое охлажденное стекло. Идентификацию хромосом и определение по ним хромосомных рас проводили по рисунку G-окраски хромосом. Для этого хромосомные препараты после двухнедельного хранения или 100° С обработки в течение часа подвергались воздействию в течение 10–20 секунд 0,25% трипсина при 35° С, ополаскиванию в дистиллированной воде и последующей часовой инкубации при 62° С в растворе 2 x SSC. Затем препараты окрашивались в пятипроцентном растворе красителя Гимза. Хромосомная раса бурозубки определялась в соответствии с международной номенклатурой хромосом этого вида.

Результаты исследования и их обсуждение

I-я и самая восточная точка отлова (д. Бережняны, 30 км восточнее г. Смоленска, правый берег реки Днепр, Смоленской области, Россия). Здесь были отловлены две бурозубки ($2Na = 18$) с кариотипом хромосомной расы Зап. Двина (диагностические хромосомы *gin*, *hk*, *ip*, *no*, *qr*).

II-я точка отлова (д. Русаны, 30 км восточнее г. Дуброво, левый берег реки Днепр, Беларусь). Это примерно в 150 км западнее от 1-ой точки отлова. В этой популяции нами были отловлены три самца бурозубок ($2Na = 19$; 19 и 21). У двух самцов среди 5 диагностических пар хромосом одна пара *g/m* была представлена гетерозиготой. У третьего самца наблюдались три пары гетерозигот (*g/m*, *i/p* и *q/r*).

III-я точка отлова (д. Репухово, близ г. Смолены, правый берег реки Днепр, Беларусь). В 80 км по прямой на запад от 11-ой точки отлова. Выборка из этой точки состояла из самца и самки бурозубок ($2Na = 22$). У этих двух зверьков был одинаковый кариотип с двумя парами гетерозиготных диагностических хромосом *g/m*, *q/r* и двумя парами диагностических акроцентрических *i* и *r* хромосом.

IV-я точка отлова (д. Малые Вязки, река Можга, правобережный приток рек Бобр, Березина, Днепр, Беларусь). В 100 км западнее от предыдущей точки отлова была взята очередная выборка бурозубок состоящая из самца и самки ($2Na = 25,24$). У самки с $2Na = 24$ на ряду с тремя парами гетерозигот по диагностическим хромосомам *g/m*, *h/k*, *n/o* мы наблюдали акроцентрические *i* и *r* диагностические хромосомы. У самца с $2Na = 25$ только одна пара хромосом *g/m* была гетерозиготна. Шесть пар хромосом *i*, *p*, *n*, *o*, *q*, *r* были представлены акроцентрическими хромосомами.

V-я точка отлова (3 км южнее г. Березино, в пойме левого берега реки Березина). Отловлен один зверек ($2Na = 28$), у которого все диагностические хромосомы *g*, *m*, *h*, *i*, *p*, *k*, *n*, *q*, *o*, *r* представлены акроцентрическими парами хромосом. Эта обыкновенная бурозубка относится к хромосомной расе Бобруйск. Впервые эта хромосомная раса была обнаружена в окрестностях г. Бобруйск и представлена диагностическими хромосомами *g*, *h/i*, *k,m*, *n*, *o*, *p*, *q*, *r* (Mishta et al., 2000). По нашим данным эта же раса заселяет ареал Sa в 100 км севернее Бобруйска (окрестности г. Березино).

Ранее нами был определен 100-километровый ареал распространения расы Зап. Двина к северу от места первого выявления особей этой расы в районе г. Зап. Двина до местечка в 5 км севернее озера Лучанское (п. Любино, Андреапольского района, Тверской области, Россия). Были описаны находки бурозубок расы Зап. Двина в южной части Валдая. Линейное распространение рас. Примерная ширина северной части зоны ареала этой расы с востока на запад по крайним точкам находок бурозубок расы Зап. Двина в этом регионе определена нами не менее чем в 50 км (50 км и более). На сколько далеко заходит ареал расы Зап. Двина на запад мы не знаем. Лишь известно, что примерно в центре ареала он ограничен с запада расой Псков в районе Себежа, что почти в 300 км от г. Зап. Двина, где выявлена наиболее восточная находка Sa расы Зап. Двина. Полученные нами новые данные, свидетельствующие о том, что и в 200 км южнее от г. Зап. Двина под Смоленском обитают особи Sa относящиеся к хромосомной расе Зап. Двина, позволили значительно расширить границы ее распространения в южную часть ареала Sa. Таким образом, минимальный ее ареал это 300-километровая территория от самой северной точки отлова (5 км на северо-восток от п. Любино Тверской области) до самой южной точки отлова в окрестностях г. Смоленска. В целом ареал расы Зап. Двина может быть приблизительно определен территорией с круговой площадью с диаметром в 300 км и с центром ареала в районе Великих Лук.

В северной части ареала у п. Любино ареал расы Зап. Двина ограничивает раса Селигер. В нескольких километрах восточнее этого места обитает раса Москва. Нами была определена зона контакта этих трех рас, ограниченная порядком 4 км.

Вероятно, распространение расы Москва в западной части ее ареала ограничивает 300-километровая полоса обитания расы Зап. Двина. По всей этой 300-километровой границе распространения расы Зап. Двина возможны зоны контакта этих двух рас. В частности, в 5 км южнее места контакта трех рас Зап. Двина, Селигер и Москва мы нашли места обитания двух рас Зап. Двина и Москва буквально на расстоянии в 2–3 км. Далее, еще южнее в 5 км, на северо-восточном берегу озера Лучанское мы наблюдали такую же картину соседства этих двух рас на расстоянии 2–3 км. На западном берегу озера Лучанское (длина 8 км и ширина 2–3 км) обитают бурозубки расы Зап. Двина, а на восточном берегу расы Москва. В районе п. Волок, что находится, в свою очередь, в 5 км южнее озера Лучанское, эти две расы Зап. Двина и Москва разделены небольшой речкой с болотистыми берегами и на расстоянии 1 км с двух берегов речки мы ловили бурозубок, относящихся к двум разным хромосомным расам Зап. Двина и Москва. На правом берегу обитали бурозубки расы Москва, а на левом берегу – расы Зап. Двина. На этом же левом берегу реки Волкоты, буквально в 1 км от места обитания расы Зап. Двина, через дорогу и поле, на границе ближайшего леса были пойманы бурозубки расы Москва. Гибридных особей не обнаружено.

Более того, в 30 км юго-западнее этих мест, в окрестностях д. Бубоницы, отловлены 5 бурозубок расы Зап. Двина и 1 бурозубка расы Москва. Гибридов не обнаружено.

В более южных частях ареала рас Зап. Двина и Москва находки этих рас разделены расстоянием в 150 км от г. Зап. Двина (раса Зап. Двина) и до г. Ржев (раса Москва). Вероятно распространение расы Москва на запад подходит довольно близко к г. Зап. Двина. И здесь тоже можно обнаружить зону их контакта.

В 200 км еще южнее от г. Зап. Двина в районе г. Смоленска обитает раса Зап. Двина, а в 100 км восточнее (п. Издешково) места населены расой Москва. Не исключено, что раса Москва близка в своем распространении на запад к г. Смоленску. В районе Спас-Деменска, что находится в 100 км южнее п. Издешково, известны находки расы Нерусса. Это раса с широким ареалом распространения в южной части и заходящая на территорию Украины.

Таким образом, к настоящему времени на территории Беларуси известны 4 хромосомные расы (Лепель, Бобруйск, Туров, Беловежье). Проведенные нами исследования показали, что все исследованные на территории Белоруссии популяции обыкновенной бурозубки полиморфны по робертсоновским соединениям хромосом, в отличие от популяций, распространенных севернее и восточнее, к преимущественно мономорфных по робертсоновским соединениям. В этом отношении популяции обыкновенной бурозубки Белоруссии сходны с западно- и центральноевропейскими популяциями вида. Восточная граница полиморфных по робертсоновским соединениям популяций обыкновенной бурозубки проходит по междуречью Нямунаса и Даугавы, Белорусской гряде, бассейну р. Сож и южнее в бассейне Днепра по границе рас Киев и Нерусса. Граница распространения полиморфных рас не коррелирует с современной зональностью растительности и, по нашему мнению, определяется особенностями рефугиальной структуры ареала вида в позднем плейстоцене, что подтверждается данными на других группах животных [1].

Фиксацию хромосомных перестроек в восточноевропейских популяциях и возникновение мономорфных форм можно объяснить тем, что в ледниковые эпохи они чаще и на более длительное время оказывались изолированными в небольших рефугиумах под жестким воздействием фактора изоляции.

Судя по современному распространению акроцентрических хромосом в популяциях обыкновенной бурозубки, эта гипотетическая позднеплейстоценовая раса в ледниковую эпоху была распространена в Белоруссии достаточно широко, – от Белорусской гряды на севере до бассейна Припяти включительно и от бассейна Немана на западе до бассейна р. Сож на востоке. В настоящее время расу Бобруйск, с преимущественно акроцентрическими диагностическими хромосомами, мы обнаружили в окр. Березино.

В наиболее холодные эпохи позднего плейстоцена территория Белоруссии находилась в относительно благоприятных климатических условиях. Ледниковый покров и криогенные почвенные процессы отмечены только на северной окраине страны в бассейне Западной Двины [2].

Некоторые современные лесные виды грызунов и бурозубки сохранялись в рефугиумах, о чем свидетельствует небольшой процент костных остатков лесных видов (1–2%) в местонахождениях леммусно-дикростоникской и леммусно-грегалисной фауны позднего плейстоцена.

С восстановлением лесной зоны и единого ареала обыкновенной бурозубки в послеледниковье и начале голоцена (13–10 тыс. л. н.) популяции с акроцентрическими хромосомами вступили в контакт с расами, в кариотипах которых преобладали метацентрические хромосомы и расселявшимися из других восточноевропейских рефугиумов. В результате процессов аллопатрической гибридизации и интрогрессии метацентриков произошла дифференциация популяций с акроцентрическими хромосомами.

Выводы

Таким образом, мономорфные популяции бурозубки расы Западная Двина с метацентрическими хромосомами распространены в ледниковой области бассейна верховий Западной Двины и Ловати. На Валдайской возвышенности контакты рас ледниковой области Западная Двина и Селигер с расой Москва, распространенной во внеледниковой области, проходят по границе одной из последних ледниковых стадий – Вепсовской (15–16 тыс. л. н.). Однако южнее раса Западная Двина переходит на левобережье р. Западная Двина. Мономорфная популяция расы Западная Двина так же обнаружена нами значительно южнее, на Смоленской возвышенности. Полиморфные популяции расы Западная Двина несомненно формировались в послеледниковье, возможно даже в голоцене, на что указывает незавершенность процессов проникновения метацентриков *ip* и *qr* в популяции южнее Оршанской возвышенности.

Если раса Западная Двина распространялась в послеледниковье Белоруссии с севера, то Поздневалдайскую ледниковую эпоху [3] (максимум 20 тыс. л. н.) эта раса пережила в границах современного ареала у южного края ледникового покрова или в рефугиумах ледниковой области.

В приледниковой зоне севера Белоруссии, в бассейне Западной Двины, природная обстановка реконструируется по данным изучения разреза Дричалуки. В горизонте с радиоуглеродной датировкой 17460 ± 210 лет назад отмечены современные виды альпийских лугов из родов ив (*Salix*), осок (*Carex*), плаунов (*Selaginella*), гореца (*Polygonum*), лапчатки (*Potentilla*) и др. В таких условиях, значительно более суровых, чем в настоящее время в данном месте, популяции обыкновенной бурозубки могли пережить максимум Поздневалдайской ледниковой эпохи, поскольку этот вид широко распространен в современной лесотундре.

Литература

1. Завьялов, Е. В. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera (Pelias) nikolskii*) из пойм малых рек волжского и донского бассейнов / Е. В. Завьялов, Э. И. Кайбелева, В. Г. Табачишин // Современная герпетология : сб. научн. тр. / Саратовский ун-т ; отв. ред. Н. Б. Ананьева. – Саратов, 2006. – Т. 5/6. – С. 100–103.
2. Голоцен Беларуси / Я. К. Елоничева [и др.] ; Белорусский гос. университет. – Минск, 2004. – 241 с. – Монография деп. БелИСА 10.08.2004., № Д-200482 // Реферативный сборник неопубликованных работ. – 2004. – № 32.
3. Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы / под ред. Н. С. Чеботаревой. – М. : Наука, 1977. – 143 с.

Summary

In the article a question about chromosome reorganization in East-European populations of *Sorex araneus L.* is discussed. The arising of the species of the same form is a result of the long isolation of the survived populations in small isolated places under the strict influence of natural selection.

Поступила в редакцию 21.07.08.