

# ХРОМОСОМНЫЕ МАРКЕРЫ МЕТАПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ, *SOREX ARANEUS* LINNAEUS (MAMMALIA)

**В.Н. Орлов**

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

Ареалы современных видов млекопитающих Европы значительно изменялись при переходе от плейстоцена к голоцену. Резкие изменения в прошлом ареалов и биогеоценозов во многом определяют и современную популяционную структуру вида. Изменения ареалов видов ведут к формированию метапопуляционной структуры вида в ее традиционном определении (Levins, 1970), так как сопровождаются периодическим возникновением изолятов, вымиранием многих популяций и последующим расселением выживших. На какое-то время часть ареала вида может оказаться незанятой в зависимости от соотношения процессов вымирания и реколонизации.

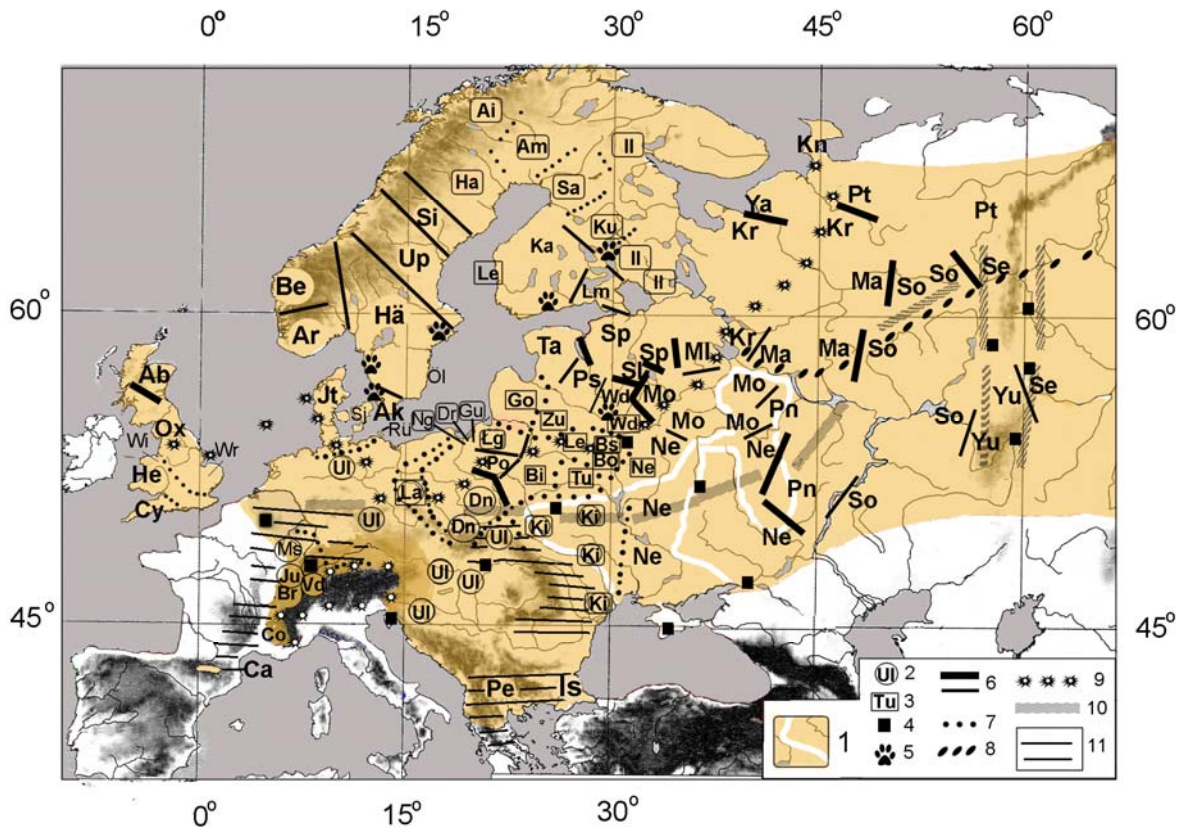
Палеонтологические данные позволяют реконструировать эволюционные изменения самых общих контуров ареалов. В реконструкции изменений ареала вида можно использовать не только прямые палеозоологические данные, которые все еще крайне неполны, особенно для мелких млекопитающих, но также и популяционно-генетическую структуру вида.

Широкое распространение в последнее десятилетие получили «филогеографические» построения, анализ географического распространения гаплотипов мДНК (Avice, 2000). Но в их интерпретации возникает ряд трудностей, поскольку распространение гена по ареалу вида отражает лишь историю этого гена, а не историю популяций. Только в тех случаях, когда ген фиксирован в популяции (т.е. его несут все особи популяции), распространение гена отражает также и ее историю. Гаплотипы мДНК редко фиксируются в популяциях. Напротив, полиморфизм видов по робертсоновским соединениям хромосом постоянно сопровождается фиксацией этой перестройки в популяциях.

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus) – известный модельный вид эколого-эволюционных исследований, один из видов с широким распространением по ареалу робертсоновских соединений хромосом и популяций с фиксированными соединениями хромосом (Орлов и др., 2008) – представляет собой удобный объект для изучения процессов формирования современного ареала вида на границе плейстоцена – голоцена (Orlov et al., 2007).

На обширном ареале обыкновенной бурозубки от Байкала до Британских островов описана сложная система хромосомных рас (обзоры: Wójcik, 1993; Searle, Wójcik, 1998; Wójcik et al., 2002; Орлов и др., 2004, 2008; Щипанов и др., 2009). Хромосомными расами генетики традиционно называют популяции, которые характеризуются разными хромосомными мутациями. В зоологической терминологии хромосомные расы соответствуют подвидам (если различия диагностические) или географическим популяциям. В Европе в настоящее время описано 55 хромосомных рас обыкновенной бурозубки. В Западной и Центральной Европе преобладают полиморфные хромосомные расы; в Восточной Европе и в Сибири преимущественно сформировались расы с мономорфными кариотипами.

Расы с мономорфными кариотипами не могли возникнуть в послеледниковье, и рефугиумы рас в ледниковую эпоху (один или несколько) находились в пределах современного ареала расы, что особенно важно для исследования процессов расселения популяций в послеледниковье.



**Рис. Зоны контакта хромосомных рас обыкновенной бурозубки Европы:**

1 – ареал вида и граница отложений лессов и перевиваемых песчаных массивов в LGM; 2 – символы рас, образующих западную популяционную систему; 3 - символы рас, образующих восточную и северную популяционные системы; 4 – местонахождения териокомплексов в LGM, содержащие в среднем 12,5% остатков обыкновенной бурозубки; 5 – местонахождения тундровых териокомплексов области покровного ледника в LGM; 6 – узкие гибридные зоны, шириной до 5 км; 7 – широкие гибридные зоны, шириной в десятки километров; 8 – граница районов морозного выветривания в LGM; 9 – граница покровного ледника в LGM; 10 – граница экосистем тундро-лесостепи в LGM; 11 – распространение северного варианта лесостепи и горных лесов Карпат и Балканского п-ова в LGM

В кратком изложении мы сопоставим накопленные данные по хромосомной изменчивости популяций обыкновенной бурозубки (см. рис., расы обозначены общепринятыми символами) и распространение экосистем на максимальной стадии последнего оледенения (LGM, 24-17 тыс. л. н.) Европы (Эволюция экосистем..., 2008).

1. В области покровного ледника пережили последнее ледниковье не менее 20 хромосомных рас обыкновенной бурозубки (рис.).

Если исходить из традиционных представлений о ледниковых процессах в Европе, то можно предположить, что последнее ледниковье уничтожило северные популяции видов умеренных областей Европы, в том числе и обыкновенной бурозубки. Однако в распространении хромосомных рас обыкновенной бурозубки на Русской равнине обнаружилась парадоксальная картина. Оказалось, что подавляющее большинство (около 3/4) хромосомных рас распространены в пределах ледникового щита и по его окраинам в полосе от бассейна Вислы к бассейну Печоры (см. рис.) (Орлов, Козловский, 2002).

На первый взгляд, такое распространение рас можно объяснить активными процессами расселения популяций из внеледниковой зоны, их гибридизацией с образованием новых рас на освобождавшихся от ледника территориях. Действительно, полиморфные хромосомные расы могли возникать именно так. Но среди рас ледниковой области немало и мономорфных, для возникновения которых необходима длительная изоляция. В позднеледниковье (15-12 тыс. л. н.) ледниковый щит отступал очень быст-

ро и его таяние постоянно ускорялось. Столь же быстро шло расселение лесной растительности. В таких условиях невозможна длительная, в течение тысячелетий, изоляция популяций эвритопного вида.

Современное распространение хромосомных рас свидетельствует о том, что население обыкновенной бурозубки в период последнего оледенения сохранялось во многих рефугиумах не только вблизи южной границы продвижения льдов, но и в пределах ледникового щита. Более того, ледниковый покров выступил как мощный фактор изоляции популяций и формообразования (Орлов и др., 2007; Orlov et al., 2007).

Сравнительно недавно появились и первые палеозоологические данные о рефугиумах в ледниковой области в период LGM (см. рис.) (Эволюция экосистем..., 2008). В рефугиумах южной Финляндии периода LGM кроме леммингов отмечена темная полевка, современный ареал которой во многом совпадает с ареалом обыкновенной бурозубки.

Геоморфологам известны участки не затронутые ледником и не затопленные приледниковыми водоемами в южной части ледникового щита, их называют «срединными массивами» (Геоморфология и четвертичные..., 1979). Возможно, что именно на таких участках с тундровой растительностью могли сохраняться популяции многих современных видов умеренных областей Европы, в том числе и обыкновенной бурозубки.

2. В лесостепной и степной зонах Восточной Европы (восточнее Карпат) в период LGM популяции обыкновенной бурозубки также могли сохраняться только в отдельных рефугиумах. Низкие отрицательные среднегодовые температуры сочетались с крайней сухостью в южных областях Восточной Европы. Сплошные отложения поздневалдайских эоловых (ветровых) лессов простираются южнее линии Львов – Киев – Калуга – Рязань и свидетельствуют о крайней сухости и разреженной растительности (Величко и др., 1993) (см. рис.).

3. В полосе тундро-лесостепей от Западных Карпат и бассейна Вислы к бассейну Печоры и по Уралу периода LGM в настоящее время распространены 15 хромосомных рас. В этой зоне распространение вида могло быть сплошным или островным в районах с многолетней мерзлотой, преимущественно на СВ Европы (рис.). Концентрацию хромосомных рас в приледниковых районах можно объяснить лучшей увлажненностью и сохранением рефугиумов луговой растительности. Ограничивать распространение такого вида, как обыкновенная бурозубка, в зоне перигляциальных тундр могли только почвы с многолетней мерзлотой.

В Восточной Европе известны отдельные районы, где лесная растительность существовала на протяжении всего позднеледниковья, так называемые «очаги расселения» древесных пород. Известны десятки таких рефугиумов на южных склонах

возвышенностей, в частности в полосе от Прибалтийской и Белорусской гряд к Валдаю, Московской возвышенности, Вятским и Северным Увалам (Кожаринов, 1994), т.е. именно в той полосе от Вислы к бассейну Печоры, где сосредоточено большинство рас с мономорфными кариотипами.

4. Сплошной или пятнистый ареал обыкновенной бурозубки в период LGM мог существовать также в лесной области бассейна Дуная, Карпат и Балкан. В этой области распространены современные расы Ulm (Ul), Pelister (Pe) и Киев (Ki) (рис.).

В области лесостепи Западной Европы (севернее и западнее Альп) пережили период LGM в рефугиумах популяции рас Vaud (Vd), Cordon (Co), Carlit (Ca) (рис.).

5. Распределение популяций в период LGM определило и особенности расселения вида в послеледниковье. Расселяющиеся из рефугиумов популяции обыкновенной бурозубки образовали современные хромосомные расы, а хромосомные маркеры сохранили границы их первоначального контакта (зоны вторичной интерградации). Половина современных хромосомных рас Европы (28) в процессе расселения сохранила обособленные ареалы, разделенные узкими зонами вторичного контакта (рис.).

Прежнюю ледниковую область заселили расы из изолятов ледниковой области (Орлов и др., 2007). Если расселение хромосомных рас в послеледниковье шло не только из внеледниковой области, но и из рефугиумов области ледникового щита, то зоны контакта хромосомных рас ледниковой и внеледниковой областей должны располагаться вблизи конечных морен последних ледниковых стадий.

Граница вепсовской стадии покровного оледенения (15,2 тыс. л. н.) имеет вид цепочки ледниковых озер и моренных холмов, протянувшихся от Онежского озера к верховьям Западной Двины и далее на запад в виде Белорусского, Литовского и Польского поозерий (Геоморфология и четвертичные..., 1979). В ходе кариологических исследований популяций обыкновенной бурозубки на Валдайской возвышенности мы действительно обнаружили на конечных моренах вепсовской стадии зоны контакта рас, расселявшихся из внеледниковой области того времени, Москва (Mo) и Молога (Ml), с расами, расселявшимися из рефугиумов ледниковой области – Санкт-Петербург (Sp), Селигер (Sl) и Западная Двина (Wd) (рис.) (Орлов и др., 2007; Orlov, Borisov, 2007; Борисов и др., 2008).

6. Обширную область прежних сухих перигляциальных лесостепей и степей в Восточной Европе заселили всего 4 хромосомных расы – Киев (Ki), Нерусса (Ne), Пенза (Pn) и Сок (So) (см. рис.) (Orlov et al., 2007). В период LGM эти районы были неблагоприятны для жизни видов умеренных широт. Именно с этой особенностью палеоландшафтов Восточной Европы может быть связана малочисленность хромосомных рас обыкновенной бурозубки на обширном участке ареала в современных зонах лесостепи и степи.

7. Многие расселяющиеся популяции оказались связанными широкими гибридными зонами. Мы называем такие популяции «популяционными системами». Во внеледниковой области сформировались две связанные между собой популяционные системы: «западная» (WPS) – от расы Vaud (Vd) до рас Drngolec и Киев (Ki) включительно (на рисунке символы рас обведены кружком) и «восточная» (EPS) – от расы Киев (Ki) до рас Łegucki Młyn (Łg) и Laska (La) включительно (на рисунке символы рас обведены квадратом). Если для популяций WPS характерен мономорфизм по соединениям  $gm$  и  $hi$ , то в популяциях EPS с различной частотой распространены акроцентрические хромосомы  $g$ ,  $h$ ,  $i$ ,  $m$ . Полиморфизм по соединениям  $gm$  и  $hi$  прослеживается на западе только в расе Laska (La) и расах, переходных к Łegucki Młyn (Łg), а на востоке – в расе Киев (Ki). Эти расы оказываются переходными между WPS и EPS.

WPS сформировалась на основе популяций расы Ulm (Ul). Эта раса могла иметь широкое распространение в период LGM в лесной части бассейна Дуная и Карпат. В послеледниковье с возникновением единого видового ареала робертсоновские соединения  $no$  и  $kr$  из лесостепных рефугиумов расы Vaud (Vd) и соединения  $ko$  и  $nr$  из лесотундровых рефугиумов расы Drnholec (Dn) стали распространяться в популяциях расы Ulm (Ul). Таким образом, в голоцене сформировалась единая система популяций от побережья Северного моря до Днепра (рис.). В пользу именно такого направления распространения хромосомных перестроек в послеледниковье свидетельствует их фиксация в расах Vaud (Vd) и Drnholec (Dn).

Иначе формировались популяции EPS. Исходными для этой системы были популяции с 10 парами акроцентрических диагностических хромосом ( $g$ ,  $h$ ,  $i$ ,  $k$ ,  $m$ ,  $n$ ,  $o$ ,  $p$ ,  $q$ ,  $r$ ), распространенные в бассейнах Припяти и Березины и сходные с современными расами Cordon (в Западных Альпах) и Pelister (на юге Балканского п-ова). На это указывают современные популяции с одним-двумя диагностическими метацентриками (расы Туров, Бобруйск, Zuvintas). Отдельные популяции этой акроцентрической расы еще могут быть обнаружены на территории Белоруссии.

В популяциях современных бассейнов Вислы, Немана, Березины и Припяти возникли или распространились из популяций Восточной Европы робертсоновские соединения  $gr$ ,  $hk$ ,  $hq$ ,  $hn$ ,  $ik$ ,  $io$ ,  $mn$  и др. Поэтому возникшие в популяциях Западной Европы

робертсоновские соединения *gm* и *hi* (метацентрики непарной гомологии) не смогли проникнуть в популяции EPS. Следовательно, начало формирования EPS относится ко времени появления первых робертсоновских соединений диагностических хромосом в популяциях обыкновенной бурозубки, задолго до последнего оледенения.

С восстановлением единого ареала обыкновенной бурозубки в позднеледниковье и начале голоцена популяции EPS с акроцентрическими хромосомами вступили в контакт с соседними, расселяющимися из рефугиумов расами, в кариотипах которых имелись фиксированные метацентрические хромосомы: Łegucki Młyn (Łg), Białowieża (Bi), Лепель (Le), Западная Двина (Wd) и Нерусса (Ne). В результате возникли широкие гибридные зоны с различной частотой метацентрических хромосом (Борисов и др., 2009; Орлов, Борисов, 2009).

В прежней области покровного оледенения в послеледниковье сформировалась северная популяционная система (NPS), группа популяций от расы Pomantsi (Pi) до расы Abisco (Ai) включительно (на рисунке символы обведены квадратом). Для нее, так же как и для EPS, исходными были популяции с 10 парами акроцентрических диагностических хромосом, такие как островная раса Lemland (Le) (рис. 1). В послеледниковье в этой системе распространились робертсоновские соединения из рефугиумов ледниковой области и внеледниковых рас.

8. На современном ареале обыкновенной бурозубки можно выделить области, в которых наиболее интенсивно шло изменение границ ареала, вымирание и последующее расселения популяций (области ледникового щита, районы наибольшего развития многолетней мерзлоты в LGM на СВ Европы и перигляциальные лесостепи и степи восточнее Карпат), проследить процессы расселения и интрогрессивной гибридизации. Исследование метапопуляционной структуры вида необходимо для анализа морфологической и молекулярной изменчивости популяций. При этом данные, полученные на отдельных модельных видах, таких как обыкновенная бурозубка, можно экстраполировать на достаточно широкий круг видов, сходных по структуре ареала и биотопическому размещению.

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 09-04-00530), Программы ФИ Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2009-1.1-141-063-021).

## ЛИТЕРАТУРА

**Борисов Ю.М., Козловский А.И., Балакирев А.Е. и др.** Контакты хромосомных рас обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. (Insectivora) на краевых образованиях вепсовской стадии Валдайского ледника // Сиб. экол. журн. 2008. № 5. С. 763-771.

**Величко А.А., Борисова О.К., Доскач А.Г. и др.** Русская равнина // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: Поздний плейстоцен-голоцен. М.: Наука, 1993. С. 11-20.

Геоморфология и четвертичные отложения северо-запада европейской части СССР. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Л.: Наука, 1979. 256 с.

**Кожаринов А.В.** Динамика растительности Восточной Европы в позднем ледниковье – голоцене: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 47 с.

**Орлов В.Н., Борисов Ю.М.** Филогенетические связи популяций обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Insectivora) Белоруссии по кариологическим данным // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 12. С. 1-9.

**Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Балакирев А.Е.** Иерархия внутривидовых таксонов обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora), и таксономическая структура вида млекопитающих // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 2. С. 199-212.

**Орлов В.Н., Козловский А.И.** О роли ледниковых эпох в формировании хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) // Докл. РАН. 2002. Т. 386, № 3. С. 423-426.

**Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М.** Эндемизм хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Insectivora, Mammalia) и возможность со-

хранения рефугиумов в области покровного оледенения Поздневалдайской эпохи // Докл. РАН. 2007. Т. 416, № 6. С.841-844.

**Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М.** Процессы фиксации метацентрических хромосом в популяциях обыкновенной бурозубки Восточной Европы // Генетика. 2008. Т. 44, № 5. С. 581-593

**Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Щипанов А.Н.** Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 8. С. 975-989.

Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л.н.) / Отв. ред. А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхоттен. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 556 с.

**Avise J.C.** Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge; London: Harvard Univ. Press, 2000. 447 p.

**Levins R.** Extinction // Some mathematical questions in biology. V. 2. Providence // Amer. Math. Soc. 1970. P. 77-107.

**Orlov V.N., Borisov Yu.M.** Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* L. (Mammalia: Insectivora) from the south part of Valdai Heights // Comparative Cytogenetics. 2007. V. 1, № 2. P. 101-106.

**Orlov V.N., Kozlovsky A.I., Okulova N.M., Balakirev A.E.** Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // Rus. J. of Theriology. 2007. V. 6, № 1. P. 97-104.

**Searle J.B., Wójcik J.M.** Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus* // Evolution of shrews / J.M. Wójcik and M. Wolsan, eds. Białowieża: Mammal Research Institute PAS, 1998. P. 219-268.

**Wójcik J.** Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in Poland: a model of karyotype evolution // Acta Theriologica. 1993. V. 38. P. 315-338.

**Wójcik J. M., Ratkiewicz M., Searle J. B.** Evolution of the common shrew *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects // Acta Theriologica. 2002. V. 47. Suppl. 1. P. 139-167.