

УДК 575.174.5:599.363

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ЗОНЕ КОНТАКТА И ГИБРИДИЗАЦИИ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ БУРОЗУБОК *Sorex araneus* И *Sorex satunini* (Eulipotyphla, Mammalia)

© 2020 г. В. В. Стахеев^{1,*}, М. А. Махоткин¹, О. О. Григорьева², С. А. Корниенко³,
А. А. Макариков³, Н. В. Панасюк¹, В. Н. Орлов²

Представлено академиком РАН В. В. Рожновым

Поступило 23.04.2020 г.

После доработки 27.05.2020 г.

Принято к публикации 28.05.2020 г.

На материале изменчивости микросателлитных локусов и первичной последовательности фрагмента гена *cytb* мт-ДНК впервые изучены генетические особенности популяций обыкновенной и кавказской бурозубок в зоне их контакта. Показано, что, хотя между рассматриваемыми видами отсутствует полная репродуктивная изоляция, поток генов в значительной мере ограничен. По-видимому, можно говорить о сложившихся надежных репродуктивных барьерах между обыкновенной и кавказской бурозубками.

Ключевые слова: гибридизация, репродуктивная изоляция, зона контакта, криптические виды, обыкновенная бурозубка, кавказская бурозубка

DOI: 10.31857/S2686738920050212

Ключевыми объектами для исследования процессов видообразования служат зоны контакта ранее изолированных популяций, в которых отбор формирует ассортативное скрещивание (reinforcement) в ответ на пониженную приспособленность гибридов [1]. Чаще такие контакты находят в группах географически замещающих близких видов, “надвидах”, в том числе и в надвиде обыкновенной бурозубки. Широко распространенная в Палеарктике обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* L., образует в Западной Европе два типа контактов с близкими криптическими видами: перекрытие ареала без гибридизации с бурозубкой Миллета, *S. coronatus* Millet, и с узкой гибридной зоной – с бурозубкой Вале, *S. antinorii* Bonaparte [2].

Не исследованной оставалась зона контакта обыкновенной бурозубки и кавказской, *Sorex satunini* Ognev. Ранее с использованием данных по кариотипу и гену цитохрома *b* (*cytb*) мтДНК было

установлено распространение обыкновенной бурозубки по Нижнему Дону и р. Кагальник, западнее с. Самарского (рис. 1а), а кавказской бурозубки – в 140 км южнее по р. Бейсуг [3].

В настоящем сообщении приведены первые данные о зоне контакта и гибридизации обыкновенной и кавказской бурозубок. В ходе обследования популяций бурозубок в 2013 и 2016 гг. в пойме р. Куго-Ея мы обнаружили участок совместного обитания этих видов в окрестностях станции Кушевской, в 40 км южнее с. Самарского (рис. 1а, 3).

Материалом исследования послужили ткани бурозубок, отловленных на Азово-Кубанской низменности и Западном Кавказе (табл. 1). Всего исследовано 54 образца тканей, из них 45 использованы для анализа микросателлитных локусов и 19 – для гена *cytb*.

Тотальную геномную ДНК выделяли стандартным методом солевой экстракции с разрушением белков протеиназой К в присутствии SDS [4]. Генотипирование бурозубок проводили по микросателлитным локусам B30, D106, D107, L16, L62 и L67 [5] с использованием ранее описанных праймеров и протокола [6]. Использованная панель позволяет надежно дифференцировать рассматриваемые близко родственные виды. Электрофорез образцов проводили с помощью ДНК-анализатора ABI PRISM 3500. Выявляли

¹ Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, г. Ростов-на-Дону, Россия

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

³ Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, г. Новосибирск, Россия

*e-mail: stvaleriy@yandex.ru

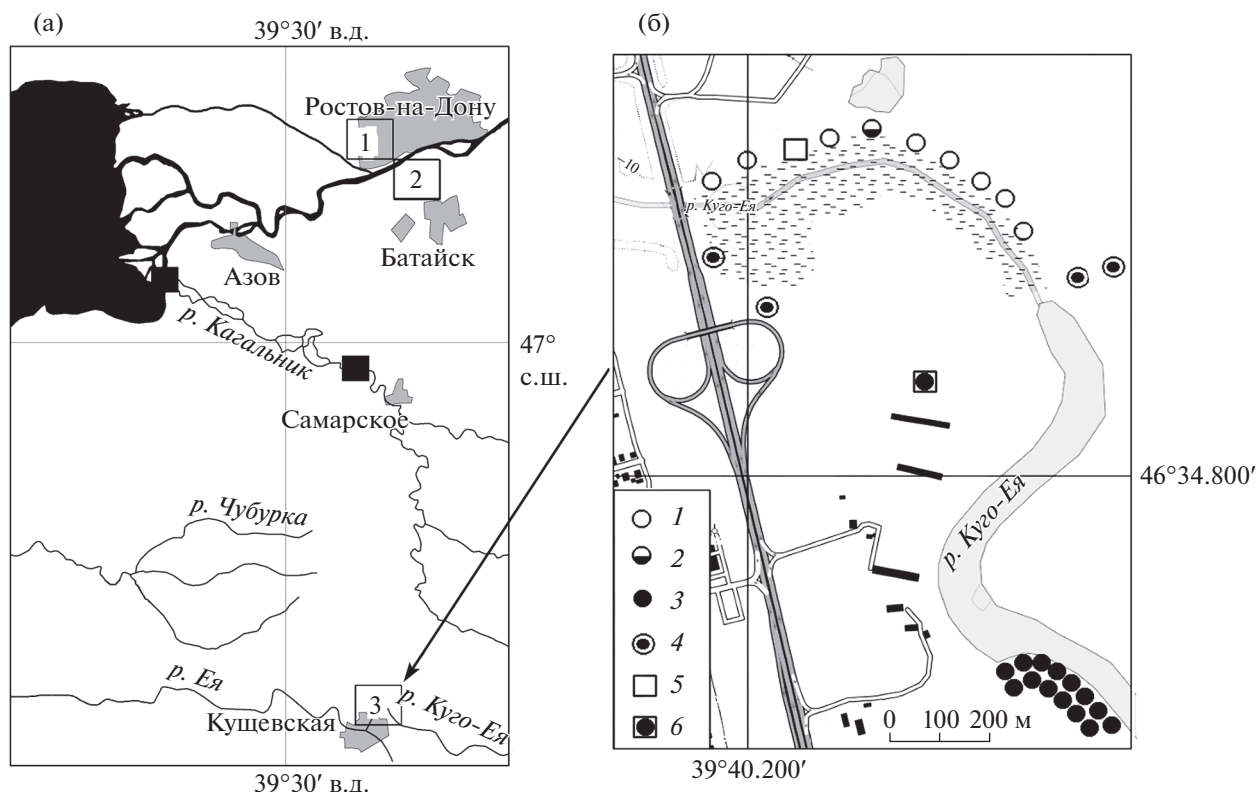


Рис. 1. (а) Точки находок обыкновенной бурозубки, подтвержденные по кариотипу и мтДНК гену цитохрома *b* (отмечены черными квадратами). Цифрами показаны места происхождения молекулярных образцов (соответствуют табл. 1). (б) Участок в пойме реки Куго-Ея, зона контакта обыкновенной и кавказской бурозубок. 1 – *S. satunini* по гену *cytb* типа B; 2 – *S. satunini* по гену *cytb* типа A; 3 – *S. satunini*, по микросателлитам; 4 – *S. satunini* по микросателлитам и гену *cytb* типа B; 5 – *S. araneus*, раса Нерусса по набору хромосом; 6 – гибрид по микросателлитам и *S. araneus* по гену *cytb*.

гибридных особей и описывали их особенности с использованием программного пакета NewHybrids v. 1.1 [7]. Выполнено 100 тыс. итераций.

Фрагмент гена *cytb* амплифицировали с праймерами L14734 и H15985 [8]. Протокол ПЦР ис-

пользовали стандартный [9]. Очищенную ДНК секвенировали в обоих направлениях на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3100-Avant с праймерами L395st и H589st [10]. Анализ гена *cytb* позволяет уверенно идентифицировать обыкновенную и кавказскую бурозубок, так же как и ка-

Таблица 1. Характеристика оригинального материала

№	Географический локалитет (в скобках номер на рис. 1а)	Коды образцов	Количество образцов	Номера в GenBank
1	г. Ростов-на-Дону, Кумженская роща (1)	R-1502/... R-1606/... R-1705/...	8	
2	г. Ростов-на-Дону, левый берег р. Дон (2)	BU...	3	
3	Станица Кушевская, р. Куго-Ея (3)	K-13... K16... SAK...	14 6 9	KT175152–KT175163, MT513196, MT513192, MT513193
4	Таманский полуостров	R-1605/...	1	
5	Карачаево-Черкесская Республика, долина р. Гоначхир, долина р. Джамагат	R-1608/...	10	
7	Республика Адыгея, долина р. Белая	14N-...	3	

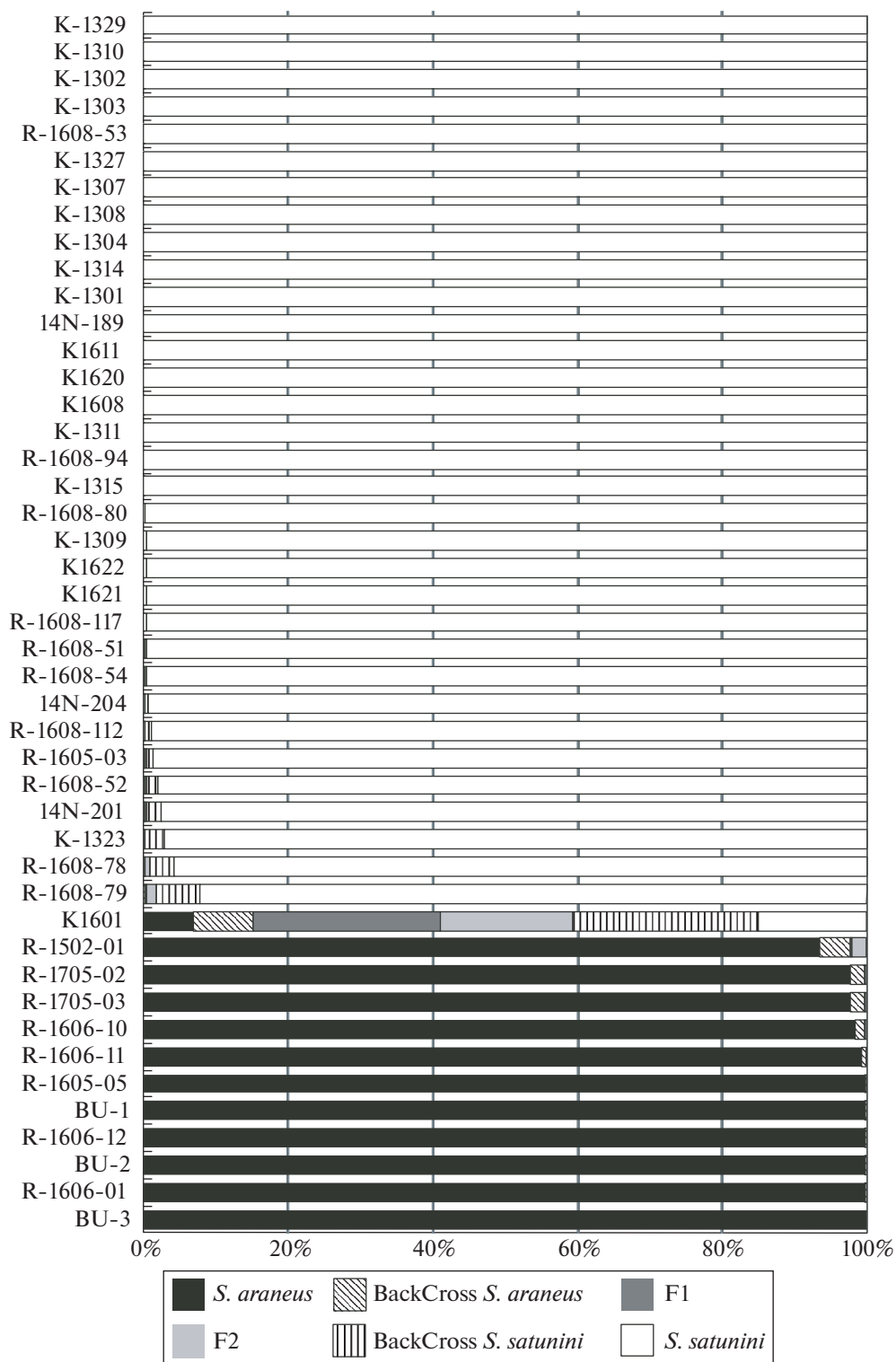


Рис. 2. Вероятность отнесения образцов к одной из групп по изменчивости микросателлитных локусов.

риотип [3, 10 и др.], а использование данных по изменчивости микросателлитных локусов – выявить и охарактеризовать гибридизацию в зоне контакта.

На исследованном участке поймы р. Куго-Ея несомненно доминирует кавказская бурозубка с типом *B* гена *cytb*, но обнаружена одна особь с типом *A* этого гена. Только у двух особей были отме-

чены диагностические признаки обыкновенной бурозубки, одна оказалась обыкновенной бурозубкой по гену *cytb* (образец K1601, GenBank ID MT513196), другая – по кариотипу (рис. 16). Кариотип этой бурозубки, $2n = 21, XX\ af, bc, jl, tu, go, hi, kr, mn, p/q$ (данные С.В. Павловой), позволяет отнести ее к хромосомной расе Нерусса, широко распространенной на Русской равнине.

Реализованная в программном пакете NewHybrids v. 1.1 кластеризация на основе байесовской модели отчетливо делит исследованную выборку бурозубок на два кластера, соответствующие двум рассматриваемым нами видам (рис. 2). Девятнадцать из двадцати зверьков, отловленных в пойме р. Куго-Ея, с вероятностью выше 95% отнесены к кавказской бурозубке. Причем у этих зверьков отсутствуют и признаки межвидовой гибридизации. Одна особь (образец K1601), определенная по типу гена *cytb* как обыкновенная бурозубка, имела черты гибридного происхождения. По микросателлитным локусам ее нельзя отнести ни к одному из вариантов гибридов, хотя несомненно ее высокая степень сходства с кавказской бурозубкой. Ген *cytb* обыкновенной бурозубки получен этой особью по материнской линии при скрещивании с самцами кавказской.

Таким образом, из 30 бурозубок, исследованных в пойме р. Куго-Ея, только у двух отмечены генетические признаки обыкновенной бурозубки. Редкие встречи обыкновенной бурозубки могут объясняться географической преградой, разделяющей эти два криптических вида – сухим водоразделом рек Куго-Ея и Кагальник.

Бурозубки в степной зоне Азово-Кубанской низменности образуют фрагментированные, ленточные поселения, связанные с околводными биотопами и лесными насаждениями. В южной части низменности, на север до реки Ея и ее притока Куго-Еи, впадающие в Азовское море реки образуют частую гидрографическую сеть. Водоразделы между ними редко превышают расстояние в 5 км, а абсолютные высоты – 40–50 м над уровнем моря. Напротив, водораздел рек Ея и Кагальник, и особенно рек Мокрая Чубурка и Кагальник, (рис. 1а) более возвышенный, до 80 м над уровнем моря, и сухой, с редкими лесополосами. Этот водораздел вполне может служить преградой для расселения кавказской бурозубки на север и обыкновенной на юг.

Встречаемость особей обыкновенной бурозубки по материнской мтДНК с признаками гибридизации свидетельствует об отсутствии полной репродуктивной изоляции этих видов. При низкой частоте обыкновенной бурозубки в популяциях кавказской скорее можно ожидать поглощающего скрещивания, чем формирования гибридной зоны. В любом случае, отсутствие в выборке из зоны контакта заметного числа осо-

бей с признаками межвидовой гибридизации говорит о сложившихся надежных репродуктивных барьерах. Необходимо продолжение исследований для определения области перекрывания ареалов и частоты нарушений репродуктивной изоляции этих криптических видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.В. Павловой (ИПЭЭ РАН) за предоставленный кариологический материал.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работы выполнены с привлечением базового финансирования ЮНЦ РАН (№ АААА-А19-11901190176-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Coyne J.A., Orr H.A.* Speciation. Sunderland: Sinauer Associates, 2004. 480 p.
2. *Searle J., Polly P., Zima J.* (Eds.) 2019. Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Cambridge: Cambridge University Press. 475 p.
3. *Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Григорьева О.О. и др.* Распространение криптических видов бурозубок рода *Sorex* (Mammalia), диагностированных по молекулярным маркерам, в междуречье Дона и Кубани // Поволжский экологический журнал. 2010. № 4. С. 396–403.
4. *Aljanabi S.M., Martinez I.* Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. V. 25. P. 4692–4693.
5. *Basset P., Yannic G., Yang F., et al.* Chromosome localization of microsatellite markers in the shrews of the *Sorex araneus* group // Chromosome Res. 2006. V. 14. P. 253–262.
6. *Стахеев В.В., Махоткин М.А., Корниенко С.А. и др.* Генетическая изменчивость и структурированность кавказской бурозубки *Sorex satunini* на Северном Кавказе по данным изменчивости микросателлитных локусов // Генетика. 2020. Т. 56. № 8. С. 915–921.
7. *Anderson E.C., Thompson E.A.* A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // Genetics. 2002. V. 160 (3). P. 1217–1229.
8. *Ohdachi S., Dokuchaev N.E., Hasegawa M., Masuda R.* Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial *cytochrome b* sequences // Mol. Ecol. 2001. V. 10. № 9. P. 2199–2213.
9. *Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В. и др.* Генетическая структура обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. 2015. Т. 51. № 6. С. 711–723.
10. *Банникова А.А., Лебедев В.С.* Молекулярно-генетическая неоднородность кавказской землеройки-

бурозубки *Sorex satununi* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae) по маркерам мтДНК как вероятное по-

следствие древней гибридизации // Мол. биология. 2010. Т. 44. № 4. С. 746–750.

FIRST INFORMATION ABOUT THE CONTACT ZONE AND HYBRIDIZATION OF CRYPTIC SPECIES OF SHREWS *SOREX ARANEUS* AND *S. SATUNINI* (EULIPOTYPHILA, MAMMALIA)

V. V. Stakheev^{a,#}, M. A. Makhotkin^a, O. O. Grigoryeva^b, S. A. Kornienko^c,
A. A. Makarikov^c, N. V. Panasjuk^a, and V. N. Orlov^b

^a Federal Research Center The Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Rostov-on-Don, Russian Federation

^b A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

^c Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russian Federation

[#]e-mail: stvaleriy@yandex.ru

Presented by academician of the RAS V.V. Rozhnov

Based on the material on variability of microsatellite loci and the primary sequence of fragment of the mt-DNA cytb gene the genetic characteristics of populations of the common shrew and Caucasian shrew in their contact area were studied for the first time. It has been shown that, although complete reproductive isolation is absent between the considered species the gene flow is significantly limited. Apparently, this indicates on presence of strong reproductive barriers between the common shrew and Caucasian shrew.

Keywords: hybridization, reproductive isolation, contact zone, cryptic species, common shrew, Caucasian shrew