

ХРОМОСОМНАЯ РАСА В ЭПИЦЕНТРЕ ГИБРИДНЫХ ЗОН

Н.Ш. Булатова, С.В. Павлова

Лаборатория микроэволюции и доместикации млекопитающих и группа популяционной экологии, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, e-mail: admin@sevin.ru

Гибридизация хромосомных рас обыкновенной бурозубки – удобная природная модель для изучения взаимодействия контактирующих популяций, различающихся по перестройкам Робертсоновского типа. Хромосомная раса Москва находится в центре европейской территории России и интересна тем, что по периметру своего ареала окружена другими расами с разным набором метацентриков. Наиболее сильно выражены различия хромосомных рас Москва и Селигер (5 вариантов монобрахиальной гомологии из 5 возможных). В гибридной зоне не обнаружены какие-нибудь нарушения мейоза у самцов, которые относятся к простым Робертсоновским или комплексным (гибриды F₁) гетерозиготам.

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) – модельный вид млекопитающих для изучения естественного хромосомного полиморфизма. Различия в структуре хромосомного набора, отмеченные в разных популяциях по ареалу большого евразийского вида, еще до появления методов дифференциальной окраски хромосом связывались с перестройками типа центрических, или Робертсоновских слияний. Анализ G-окраски хромосом помог установить стабильные и вариабельные сочетания плеч (исходных акроцентриков) в двуплечих хромосомах (метацентриках) и разработать стандартную классификацию хромосом обыкновенной бурозубки (Searle *et al.*, 1991), а также правила определения различных хромосомных рас (Hausser *et al.*, 1994). За тридцать лет, начиная с 1974 г. описаны десятки хромосомных рас, суммированные в трудах Международного комитета по цитогенетике *Sorex araneus* (ISACC) (Zima *et al.*, 1996; Wójcik *et al.*, 2003; Орлов и др., 2004).

Хромосомная раса Москва расположена в центре массива восточно-европейских хромосомных рас на европейской территории России. Ареал расы занимает в основном междуречье Волги и Оки, но эти реки не являются ее строгими границами. Диагноз расы определяют попарные соединения плеч в 5 метацентриках: gm, hi,

kr, po и pq. С описанием этой расы связана целая серия ошибок. В тезисном сообщении двадцатилетней давности без иллюстраций неправильно указаны метацентрики kr, qr (Иваницкая, 1986). Однако уже вскоре была опубликована кариограмма и приведено точное описание кариотипа по выборке, изученной в Черноголовке Московской области, к северо-востоку от Москвы (Анискин, Лукьянова, 1989). Тот же кариотип был подтвержден позднее для других точек из Московской области и популяции из Тверской области (близ Ржева), однако выборки из Брянской, Воронежской и Костромской областей к московской расе были отнесены ошибочно (Orlov *et al.*, 1996). По мере накопления материалов по хромосомным расам Европейской России выяснилось, что три выборки относятся к двум разным расам – Нерусса на юге и Мантурово на севере – и отличаются между собой и от расы Москва порядком сочетаний плеч в метацентриках gm-go, kr-kq, po-nm и rq-rg. В связи с переопределениями границы расы Москва заметно сузились (Wójcik *et al.*, 2003).

Кариотип расы Москва в основном стабилен, лишь в одной точке в западной части ареала у единственной исследованной особи отмечена гетерозигота gm/g, m. Недалеко, близ истока Волги, на северо-западном крае ареала расы Москва открыта зона контакта с локальной ра-

сой Селигер. У этой расы имеются неслившиеся акроцентрики, *g* и *o*, и уже из первоописания известен гетероморфизм *m/q* (Bulatova *et al.*, 2000). Четыре диагностических метацентрика (*hn*, *ik*, *mq* и *pr*) гомологичны с метацентриками расы Москва только по одному плечу. В случае гибридизации в мейозе все монобрахиальные гомологи: 5 метацентриков расы Москва и 4 метацентрика и 2 акроцентрика расы Селигер – теоретически должны соединиться в цепь из 11 элементов (обозначаемую как CXI), самую длинную из подобных мейотических конфигураций, возможных у рас обыкновенной бурозубки.

У других рас, окружающих расу Москва, различий меньше. Полностью метацентрические кариотипы с монобрахиальной гомологией двух (Москва – Молога, Москва – Нерусса), трех (Москва – Западная Двина) или четырех (Москва – Псков, Москва – Мантурово) метацентриков из пяти возможных при гибридизации сформируют комплексные гетерозиготы, представленные в мейозе кольцами из 4, 6 и 8 элементов. Их принято обозначать RIV, RVI и RVIII (Searle, Wójcik, 1998). Об ареалах этих рас еще мало известно, и можно лишь наметить общие направления поиска возможных зон контакта (Wójcik *et al.*, 2003; Орлов и др., 2004).

Первый пример межрасовой гибридной зоны (ГЗ) в Европейской России относится к двум кариотипически наиболее далеким расам – Москва и Селигер. В ГЗ, зажатой в межозерном перешейке (рис. 1), встречаются как обе чистые расы, Москва и Селигер, так и их варианты или смеси (различные гетерозиготы и гибриды) в пропорции 36 (Селигер) / 16 (Москва) / 4 (гибриды) (Bulatova *et al.*, 2005). В весенней выборке 2006 г. из центра ГЗ пропорция гибридов оказалась в 2,5 раза выше (18 / 8 / 5), чем в целом по контактной зоне. Как ожидалось, в мейозе у самцов-гибридов F_1 образуется цепь: *g/gm/mq/qpr/rk/ki/ih/hn/no/o*. Помимо этого, простые Робертсоновские гетерозиготы найдены в 2 расоспецифических аутосомах – уже известная гетерозигота по центрическому разделению (*mq/m*, *q*) повторно и новый вариант гетерозиготы, по слиянию обычно постоянных акроцентриков *g* и *o*, входящих в диагностическую формулу селигерской расы. В диакинезе у изученных самцов не выявлены нарушения гибридной мейотической цепи у комплексных гетерозигот и тривалентов у простых гетерозигот, способные блокировать сперматогенез (табл. 1). По этим данным в весенней выборке готовность к размножению не отличается у

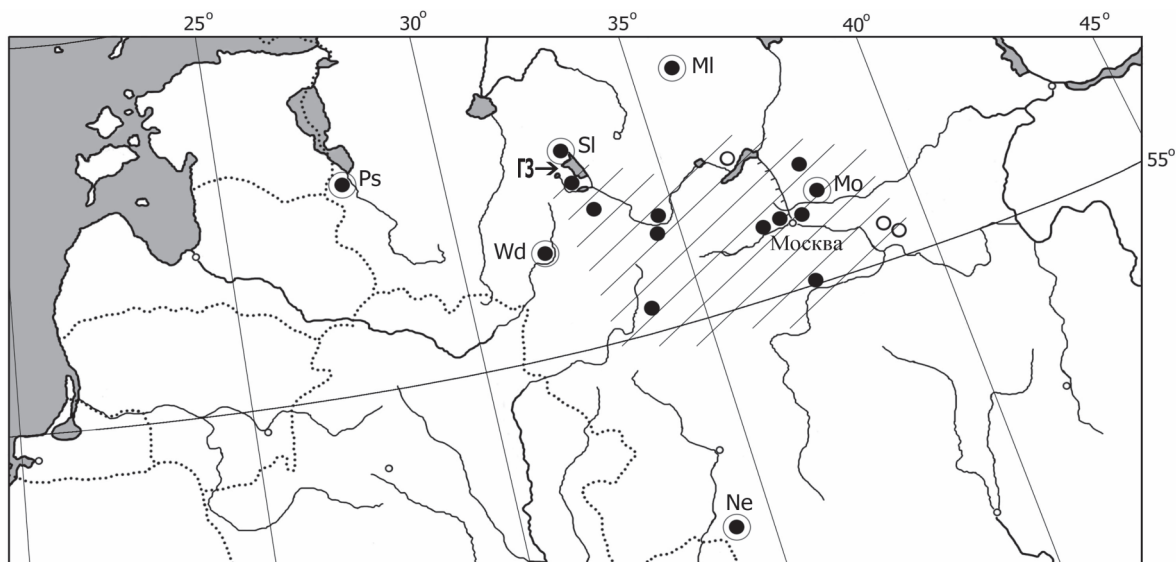


Рис. 1. Распространение расы Москва обыкновенной бурозубки и соседних рас (по данным, признанным ISACC: черные кружки (Bulatova *et al.*, 2000); белые кружки – дополнения).

В обводке типовые локалитеты рас Москва и Селигер и некоторых соседних рас в принятой аббревиатуре, ГЗ – гибридная зона.

Таблица 1

Кариотипы обыкновенных бурозубок в гибридной зоне Москва–Селигер (выборка 2006 г.)

Вариант №	Раса	Кариотип	2na	Мейотические конфигурации аутосом*
1	Селигер – гомозиготный вариант	<i>g, hn, ik, mq, o, pr</i>	20	10 А.Б.
2	Селигер – гетерозигота типовая	<i>mq/m, q</i>	21	9 А.Б. + 1 Т (m/q)
3	Селигер – новый вариант	<i>g, o/go</i>	21	8 А.Б. + 1 Т (g/o)
4	Москва	<i>gm, hi, kr, no, pq</i>	18	9 А.Б.
5	Гибриды F ₁	<i>g, hn, ik, mq, o, pr/ gm, hi, kr, no, pq</i>	19	Ц (CXI)

* А.Б. – аутосомные биваленты, Т – тривалент, Ц (CXI) – цепь из 11 элементов.

особей, принадлежащих к разным расам и гибридам, к простым, а также комплексным гетерозиготам. Возникновение простых гетерозигот, способных сокращать длинные комплексные конфигурации в мейозе, может служить одним из механизмов для поддержания генного потока между расами с сильными кариотипическими различиями, как в случае двух географически соседних рас Москва и Селигер.

Исследование входит частью в проект ИНТАС (03-51-4030), сбор материала организован д.б.н. Н.А. Щипановым и коллективом группы популяционной экологии ИПЭЭ.

Авторы признательны Н.В. Быстраковой за рисунок карты.

Литература

- Анискин В.М., Лукьянова И.В. Новая хромосомная раса и анализ зоны гибридизации двух кариоморф *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 309. № 5. С. 1260–1262.
- Иваницкая Е.Ю. Новая хромосомная раса обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // IV Съезд Всесоюз. териол. об-ва: Тез. докл. 1986. Т. 1. М. С. 63–64.
- 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. журнал. 2004. Т. 83. № 2. С. 199–212.
- Bulatova N., Searle J.B., Bystrakova N. *et al.* The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriol. 2000. V. 45. Suppl. 1. P. 33–46.
- Bulatova N., Shchipanov N., Searle J.B. The Moscow – Seliger «strong» hybrid zone – a model system in European Russia // Evolution in the *Sorex araneus* group: cytogenetic and molecular aspects // Seventh meeting of the Intern. *Sorex araneus* cytogenetics committee (ISACC). S.-Petersburg, 2005. P. 20.
- Hausser J., Fedyk S., Fredga K. *et al.* Definition and nomenclature of chromosome races of *Sorex araneus* // Folia Zool. 1994. V. 43. Suppl. 1. P. 1–9.
- Orlov V., Bulatova N., Kozlovsky A. *et al.* Karyotypic variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in European Russia: preliminary results // Hereditas. 1996. V. 125. P. 117–121.
- Searle J.B., Fedyk S., Fredga K. *et al.* Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Mém. Soc.Vaud. Sci. Nat. 1991. V. 19. P. 13–22.
- Searle J.B., Wójcik J.M. Chromosomal evolution: The case of *Sorex araneus* / Eds J.M. Wójcik, M. Wolsan. Evolution of Shrews. Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. 1998. P. 219–268.
- Wójcik J.M., Borodin P.M., Fedyk S. *et al.* The list of chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // Mammalia. 2003. V. 67. P. 169–178.
- Zima J., Fedyk S., Fredga K. *et al.* The list of the chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Hereditas. 1996. V. 125. P. 97–107.

THE CHROMOSOME RACE IN THE EPICENTER OF HYBRID ZONES

N.Sh. Bulatova, S.V. Pavlova

Laboratory of Mammals Microevolution and Domestication , Group of Population Ecology,
A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia, e-mail: admin@sevin.ru

Summary

Hybridization of chromosome races of the common shrew is a successful tool for studies of the interaction of native populations differing in a number of Robertsonian metacentrics. The chromosome race Moscow is situated in the centre of European Russia and is interesting because of various other races with different sets of metacentrics surrounding it by a perimeter of the range. The most distanced chromosome races Moscow and Seliger (5 metacentrics of monobrachial homology out of possible 5) reveal the hybrid zone where meiotic irregularities were not found in male specimens either belonging to simple (Robertsonian) or complex heterozygotes (F_1 hybrids).