

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭВОЛЮЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОДНОЦВЕТНЫХ МЫШОВОК КАВКАЗА (RODENTIA, DIRODOIDEA, SICISTA) ПО ХРОМОСОМНЫМ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИМ ДАННЫМ

**М.И. Баскевич, С.Г. Потапов**

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

Во второй половине XX в. в систематике грызунов нашли широкое применение генетические методы исследования, в том числе кариология и электрофорез, а в последние годы и молекулярно-генетический анализ ядерной и внеядерной ДНК. Новые подходы, основанные на применении моногенно и кодоминантно наследуемых признаков, так называемых генетических маркеров (хромосомные перестройки, аллозимы белков, молекулярно-генетические маркеры), позволили значительно расширить возможности таксономической дифференциации. Использование генетических подходов подтвердило видовой статус ряда спорных форм. В то же время выяснилось, что многие виды, традиционно считавшиеся мономорфными, представляют собой комплексы самостоятельных морфологически сходных, но генетически хорошо различимых видов. Оказалось, что генетические маркеры могут быть использованы и для уточнения внутривидовой структуры, открывая новые возможности в изучении микроэволюционных процессов. Существенной оказалась также роль генетических подходов в изучении эволюции отдельных групп грызунов и особенностей распространения входящих в их состав видов и внутривидовых форм. Так, комплекс кариологически дискретных морфологически сходных видов-двойников и внутривидовых хромосомных форм (группа одноцветных мышовок Кавказа) был выявлен в ходе масштабного кариологического изучения и последующих ревизий одноцветных мышовок Кавказа (Соколов и др., 1981, 1986; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Баскевич, Малыгин, 2009), таксономический статус которых прежде вызывал противоречивые суждения (Vinogradov, 1925; Огнев, 1948; Верещагин, 1959; Кузякин, 1963 и др.).

Настоящее сообщение представляет собой попытку обобщить собственные, стартовавшие в 1976 г. и продолжавшиеся с небольшими перерывами в течение 12 полевых сезонов, исследования и известные из литературы данные по эволюции, изменчивости и особенностям распространения видов-двойников и внутривидовых форм одноцветных мышовок в горах Кавказа. Целью работы является использование полученных обобщений, дополненных палеогеографическими данными (Верещагин, 1959) для формирования представлений об истории становления ареалов и закономерностях формообразования в группе одноцветных мышовок Кавказа.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Использованный в работе материал по одноцветным мышовкам Кавказа показан в таблице (из каждого географического пункта было кариотипировано не менее двух экземпляров). Препараты митотических хромосом получали по стандартной методике воздушно-высушенных препаратов и частично изучены с помощью методов дифференциальной окраски хромосом (G-, C-, AgNOR-окраски).

Частично материал был исследован с помощью молекулярно-генетических подходов. Для молекулярно-генетических исследований (RAPD PCR) ДНК выделяли из печени мышовок стандартным фенол-хлороформным методом. Полимеразную цепную реакцию проводили в стандартных условиях. В качестве случайных праймеров использовали 14 синтетических олигонуклеотидов: OPA-09, OPA-19, OPB-20, OPD-12, OPE-

01, OPE-06, OPE-09, OPE-20, OPO-01, OPO-02, OPW-05, OPW-015, OPAА-17, OPA-04. Полимеразную цепную реакцию осуществляли на термоциклере фирмы Techne PNC-3 при следующих параметрах: достройка цепи – 2 мин. при 72 °С, денатурация ДНК – 1 мин. при 94 °С, отжиг праймера – 1 мин. при 45°С. Для разделения продуктов амплификации использовали электрофорез в 4,5% полиакриамидном геле. На основе полученных фотографий электрофореграмм спектров RAPD-PCR продуктов были составлены схематические изображения спектров фрагментов ДНК, основанные на результатах нескольких повторных опытов с одними и теми же образцами ДНК. За основу принимался спектр с наиболее полной представленностью мажорных фрагментов ДНК. На основании схематических изображений спектров строились первичные матрицы фрагментов ДНК. Степень сходства между различными видами рассчитывали по апробированной схеме и использовали для построения методом UPGMA дендрограмм генетического сходства.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хромосомные данные не только подтвердили видовой ранг кавказской мышовки, но обнаружили 6 кариологически дискретных хромосомных форм, в настоящее время рассматриваемых в рамках четырех морфологически сходных видов: кавказская *S. caucasica* ( $2n = 32$ ,  $NF = 48$ , 46), клухорская *S. kluchorica* ( $2n = 24$ ,  $NF = 44$ ), казбегская *S. kazbegica* ( $2n = 42$ ,  $NF = 52$ ;  $2n = 40$ ,  $NF = 50$ ) и армянская *S. armenica* ( $2n = 36$ ,  $NF = 52$ ) мышовки (Соколов и др., 1981; 1986; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Baskevich, 1996; Баскевич, Малыгин, 2009) (таблица).

Анализ, представленных в таблице сводных результатов позволяет прийти к заключению, что в настоящее время хромосомные маркеры служат основой в дифференциальной диагностике одноцветных мышовок Кавказа и позволяют охарактеризовать распространение географически замещающих форм. *S. caucasica* населяет среднегорья и высокогорья западной части Большого Кавказа, включая территорию Кавказского заповедника; к западу до долины р. Большой Зеленчук, к югу до Сочинского р-на Краснодарского края. *S. kluchorica* отмечена в 9 пунктах бассейна верхнего течения р. Кубань и в Приэльбрусье. Ареал *S. kazbegica* расположен в бассейне верхнего течения р. Терек. *S. armenica*, пока кариологически датированная из одного пункта в северо-западной Армении, по-видимому, является узкоареальным видом высокогорий Малого Кавказа (Соколов и др., 1987; Баскевич и др., 2004). Следует отметить, что находки одноцветных мышовок Кавказа из верховий р. Черек Безенгийский в центральной части Кабардино-Балкарии и из долины р. Доут в Карачаево-Черкессии были определены с помощью разработанных на основе кариологически датированного материала молекулярно-генетических (RAPD PCR) маркеров (Баскевич и др., 2004).

Прослеживается связь с высотно-поясной структурой Кавказа, определяемой ландшафтно-климатическими условиями этой горной системы и включающей по последней классификации 5 типов и 14 вариантов поясности (Соколов, Темботов, 1989). По-видимому, *S. caucasica* ( $2n = 32$ ,  $NF = 48$ ) с северных склонов приурочена к кубанскому (западно-северокавказский тип), с южных склонов ( $2n = 32$ ,  $NF = 46$ ) – к колхидскому (западно-закавказский тип), 24-хромосомная *S. kluchorica* – к эльбрусскому, 40-хромосомная *S. kazbegica* – к терскому (восточно-северокавказский тип), 42-хромосомная *S. kazbegica* – к южно-осетинскому (восточно-закавказский тип), 36-хромосомная *S. armenica* – к джавахето-армянскому (переднеазиатский тип) вариантам поясности. Если будут подтверждены противоречивые сведения об обитании одноцветных мышовок Кавказа еще в двух вариантах поясности – дагестанском (восточно-северокавказский тип) (Виноградов, 1937) и центрально-малокавказском (восточно-закавказский тип) (Соколов, Темботов, 1989), т.о. следует ожидать обнаружения новых хромосомных форм в этой группе грызунов. Более подробно этот вопрос рассматрива-

ется в нашей предшествующей публикации (Баскевич, Малыгин, 2009). Важно подчеркнуть, что становление высотно-поясной структуры Кавказа (Соколов, Темботов, 1989) и начальный этап эволюции этой эндемичной кавказской группы (плиоцен) (Верещагин, 1959) происходили одновременно. Полученные результаты могут служить в пользу градиентной модели формообразования, по крайней мере, на первых этапах эволюции и становления ареалов в этой известной с плиоцена (Верещагин, 1959) эндемичной кавказской группе Rodentia.

Таблица

**Кариология и систематика одноцветных мышовок Кавказа**

| Вид                  | Кариотип            | Регион исследования  | Пункты отлова   | Источник   |
|----------------------|---------------------|--|---|--|
| <i>S. caucasica</i>  | 2n = 32,<br>NF = 48 | Северный макросклон западной части Большого Кавказа (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия)    | Окр. пос. Верхний Архыз ;<br>долина р. Уруштен  | Соколов и др., 1981, 1987;<br>Баскевич и др., 2004; наши данные  |
|                      | 2n = 32,<br>NF = 46 | Южный макросклон западной части Большого Кавказа (Сочинский р-н Краснодарского края)             | Верховья р. Мзымта  | Баскевич, Малыгин, 2009;<br>наши данные  |
| <i>S. kluchorica</i> | 2n = 24,<br>NF = 48 | Северный макросклон центральной части Большого Кавказа (Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария) | Северный Приют, Клухорский пер*,<br>верховья рек Маруха, Аксаут, Узункол, Алибекская поляна, окр. ст. Азау, долина р. Доуг **,<br>верховья р. Черек, Безенгийский **,<br>Ущелье Адыл-Су *** | Соколов и др., 1981; 1987;<br>Дзуев; 1988;<br>Baskevich, 1996;<br>Баскевич и др., 2004;<br>наши данные |
| <i>S. kazbegica</i>  | 2n = 40,<br>NF = 52 | Северный макросклон центральной части Большого Кавказа (Северная Осетия)                         | Цейское ущелье, верховья р. Цейдон  | Соколов, Баскевич, 1992;<br>Наши данные  |
|                      | 2n = 42,<br>NF = 52 | Южный макросклон центральной части Большого Кавказа (Южная Осетия)                               | Ущелье Суатиси*   | Соколов и др., 1986;<br>наши данные  |
| <i>S. armenica</i>   | 2n = 36,<br>NF = 52 | Армения, Малый Кавказ, Памбакский хр.  | Окр. пос. Анкаван Разданского р-на  | Соколов, Баскевич, 1988  |

*Примечание.* 2n – диплоидное число хромосом; NF – число плеч хромосом; \* – находки, изученные с помощью дифференциальной окраски хромосом и на основе RAPD PCR; \*\* – находки, определенные с помощью RAPD PCR анализа; \*\*\* – литературные хромосомные данные.

Детали дифференциальной окраски хромосом у одноцветных мышовок Кавказа делают вклад в разработку проблем эволюции группы. По хромосомным данным наиболее близки в группе внутривидовые формы *S. kazbegica* (2n = 42, NF = 52; 2n = 40, NF = 50), равно как таковые *S. caucasica* (2n = 32, NF = 48, 46), а наиболее обособлены наиболее древняя 42-хромосомная *S. kazbegica* и самая молодая 24-хромосомная *S. kluchorica*. По данным сравнительной G-окраски хромосом, их кариотипы, представляющие собой крайние варианты единого эволюционного ряда одноцветных мышовок Кавказа, различаются восемью теломерно-центромерными и одной теломерно-теломерной транслокациями, а также двумя перицентрическими инверсиями. В свою очередь, *S. kluchorica* сходна с *S. caucasica* (2n = 32) по характеру C- и AgNOR-окраски хромосом и резко отличается по этому признаку от обеих кариоморф *S. kazbegica*. 36-хромосомная

*S. armenica* занимает промежуточное положение среди видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа по хромосомным характеристикам. Т.обр., по результатам сравнительной кариологии для кариологически изученных форм прослеживается подразделенность на западную, восточную и малокавказскую группы, что, вероятно, связано с событиями плейстоценовой истории и может рассматриваться в рамках аллопатрической модели формообразования и становления ареалов видов-двойников в группе одноцветных мышовок Кавказа на более поздних этапах ее эволюции (плейстоцен). Обращает на себя внимание положительная корреляция между хромосомными и молекулярно-генетическими данными (RAPD PCR). Проведенные нами молекулярные исследования, к сожалению, охватывают не все кариоморфы. Однако сравнительный анализ их части показывает, что наибольшее сходство спектров амплифицированных фрагментов ДНК наблюдается между представителями *Sicista caucasica* и *S. kluchorica*. Уровень различий между спектрами амплифицированных фрагментов ДНК данной пары видов и спектром *Sicista kazbegica* ( $2n=42$ ) сопоставим с таковым для использованного в качестве внешней группы представителя *S. subtilis*.

Эволюция и распространение одноцветных мышовок Кавказа, реликтовой известной с плиоцена эндемичной группы грызунов, оценивается не только в связи с историей ландшафта и климата в регионе. Рассмотрено также влияние антропогенных факторов на становление ареалов и эволюцию видов-двойников группы (голоцен). Наши многолетние наблюдения указывают, что стациональное распределение одноцветных мышовок Кавказа связано с субальпийским, альпийским и отчасти лесным поясами, где виды-двойники населяют мезофильные высокотравные и разнотравные участки. Анализ совокупных данных по распространению одноцветных мышовок Кавказа, вместивший временной интервал от 1869 г. (первая находка в горной Сванетии) до настоящего момента, позволяет утверждать, что современные ареалы изученных на сегодня форм одноцветных мышовок Кавказа сокращаются в связи с негативными антропогенными воздействиями (чрезмерный выпас скота, рубка леса, туризм, строительство поселков, дорог, техногенное загрязнение), обусловившими существенную деградацию исконных стадий их обитания. Именно с этим обстоятельством связана приуроченность подавляющего большинства известных находок группы к охраняемым территориям. Резюмируя, следует отметить, что современные ареалы видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа носят мозаичный характер и имеют тенденцию к сокращению, что однако не находит отражения в хромосомных и молекулярно-генетических данных на современном уровне их применения.

Также необходимо отметить, что рассматриваемые в настоящем сообщении предположения, на основе которых предпринята попытка объяснить формообразование и историю становления ареалов в группе одноцветных мышовок Кавказа, носят гипотетический характер. Предложенные гипотезы нуждаются в верификации на основе использования методов секвенирования генов ядерной и митохондриальной ДНК, позволяющих с помощью отличий в нуклеотидном составе сравниваемых генов у разных форм одноцветных мышовок Кавказа, осуществить точную временную датировку в изучаемой группе, проследив за путями ее эволюции на более аргументированной основе.

Исследование поддержано РФФИ (09-04-00464а), программой «Биоразнообразие (2.6.2) и грантом ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2009-1.1-141-063-021).

## ЛИТЕРАТУРА

**Баскевич М.И., Малыгин В.М.** Хромосомные подходы в изучении закономерностей формирования генетического и таксономического разнообразия грызунов Кавказа на примере мышовок, *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) фауны Кавказского региона // Материалы III Международ. конф. «Горные экосистемы и их компоненты». М.: Изд-во КМК. 2009, Ч. 2. С. 204-210.

- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Варшавский А.А.** Диагностика, распространение и эволюция одноцветных мышовок Кавказа (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоол. журн. 2004. Т. 83, вып. 2. С. 220-233.
- Верещагин Н.К.** Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.
- Виноградов Б.С.** Тушканчики // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1937. С. 1-197.
- Дзуев Р.И.** Кариологические исследования мышовок (*Sicista*) Центрального Кавказа // VII Всесоюзн. совещ. по грызунам. Нальчик. 1988. Т. 1. С. 70-71.
- Огнев С.И.** Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 6. 706 с.
- Кузякин А.П.** К систематике грызунов фауны СССР // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 240 с.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И.** Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea) с Малого Кавказа // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 2. С. 300-304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И.** Новая хромосомная форма одноцветных мышовок из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 8. С. 1194-1203.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М.** Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 и *S. kluchorica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 9. С. 1386-1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М.** *Sicista kazbegica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения реки Терек // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 6. С. 949-952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Лукьянова И.В., Тарасов М.А., Курятников Н.Н., Топилина В.Г.** К вопросу о распространении одноцветных мышовок (Rodentia, Zapodidae) Кавказа // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 11. С. 1730-1736.
- Соколов В.Е., Темботов А.К.** Млекопитающие Кавказа. Насекомоядные. М.: Наука. 1989. 548 с.
- Baskevich M.I.** About morphologically similar species in the genus *Sicista* // Bonn. Zool. Beitrage. 1996. Bd. 46. S. 133-140.
- Vinogradov B.S.** On the structure of the external genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as a classificatory character // Proc. Zool. Soc. London. 1925. V. 95. P. 582-584.