

УДК 576.315:599.323.4

УЗКАЯ ГИБРИДНАЯ ЗОНА ХРОМОСОМНЫХ РАС МОСКВА И ЗАПАДНАЯ ДВИНА И ОСОБЕННОСТИ ИЗОЛЯЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *Sorex araneus* (Mammalia)

© 2012 г. В. Н. Орлов, Ю. М. Борисов, Е. В. Черепанова, О. О. Григорьева, А. Г. Шестак, В. Б. Сычева

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071
e-mail: @orlovvic@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.04.2011 г.

Зона контакта хромосомных рас Москва и Западная Двина обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L., на юге Валдайской возвышенности прослежена на протяжении 20 км. В этой, близкой к парапатрической, зоне контакта хромосомных рас ширина зоны симпатрии не превышает 500 м (самая узкая среди известных в настоящее время гибридных зон), а доля гибридов составляет 24.3%. Показано, что в бимодальных гибридных зонах хромосомных рас обыкновенной бурозубки ширина зон симпатрии изменяется от 0.5 до 13 км, не зависит от цитогенетических особенностей гибридов и определяется, скорее всего, конкурентными отношениями рас. Доля гибридов определяется типом гетерозиготности гибридов и снижается в зоне симпатрии рас с 33–40% до 21.5–25.2%. Уменьшение доли гибридов может быть связано как с нарушением плодовитости гибридов первого поколения, так и возвратных скрещиваний.

Распространение и фиксация в популяциях обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L., 37 центрических слияний 10 пар акроцентрических хромосом (робертсоновский полиморфизм) привели к возникновению по всему ареалу этого вида хромосомных рас — “групп географически смежных или недавно изолированных популяций, которые наследуют общий набор акроцентриков и метацентриков” [1]. В настоящее время опубликованы описания 74 хромосомных рас этого вида. При вторичном контакте между хромосомными расами, изолированными в последнее ледниковье в разных рефугиумах, возникают гибридные зоны.

Известные гибридные зоны хромосомных рас обыкновенной бурозубки относятся к унимодальному и бимодальному типам [2]. Широкие унимодальные гибридные зоны образованы гибридами — простыми гетерозиготами, в мейозе которых формируются триваленты (СПП). В бимодальных зонах встречаются обе исходные формы и гибриды с частотой меньшей, чем при случайном скрещивании. Бимодальные зоны возникают в области контакта хромосомных рас, отличающихся по 2–5 парам метацентрических (двуплечих) хромосом. При этом в мейозе 1 гибридов — комплексных гетерозигот — формируются мультиваленты — цепи из 4–11 хромосом (СIV–СXI) или кольца из 4, 6 хромосом (RIV, RVI). Бимодальные зоны обыкновенной бурозубки редки в Западной Европе и обычны в Восточной Европе и Сибири.

Благодаря уникальному хромосомному полиморфизму обыкновенной бурозубки имеется возможность исследовать роль хромосомных перестроек в возникновении частичной изоляции популяций, в том числе особенности конъюгации и расхождения мультивалентов в мейозе, влияние гибридной гетерозиготности на плодовитость, частоту гибридизации и ширину гибридной зоны. В настоящем сообщении описана самая узкая из известных в настоящее время гибридных зон между хромосомными расами обыкновенной бурозубки и обсуждаются особенности гибридных зон, сформированных гибридами — комплексными гетерозиготами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование зоны контакта трех хромосомных рас (Москва, Западная Двина и Селигер) на Валдайской возвышенности в бассейне верховий Западной Двины были начаты в 2007 г. [3, 4]. В июле–августе 2008 и 2009 гг. был собран материал, позволивший сравнить особенности распределения трех рас в области контакта их ареалов (рис. 1) [5, 6].

В июле 2010 г. были отловлены бурозубки в зоне контакта хромосомных рас Москва и Западная Двина в окрестностях пос. Любино (рис. 2). Бурозубок отлавливали живоловками, расставленными в 6 линий по 40 штук в каждой, в течение 5 суток. Протяженность каждой линии ловушек со-

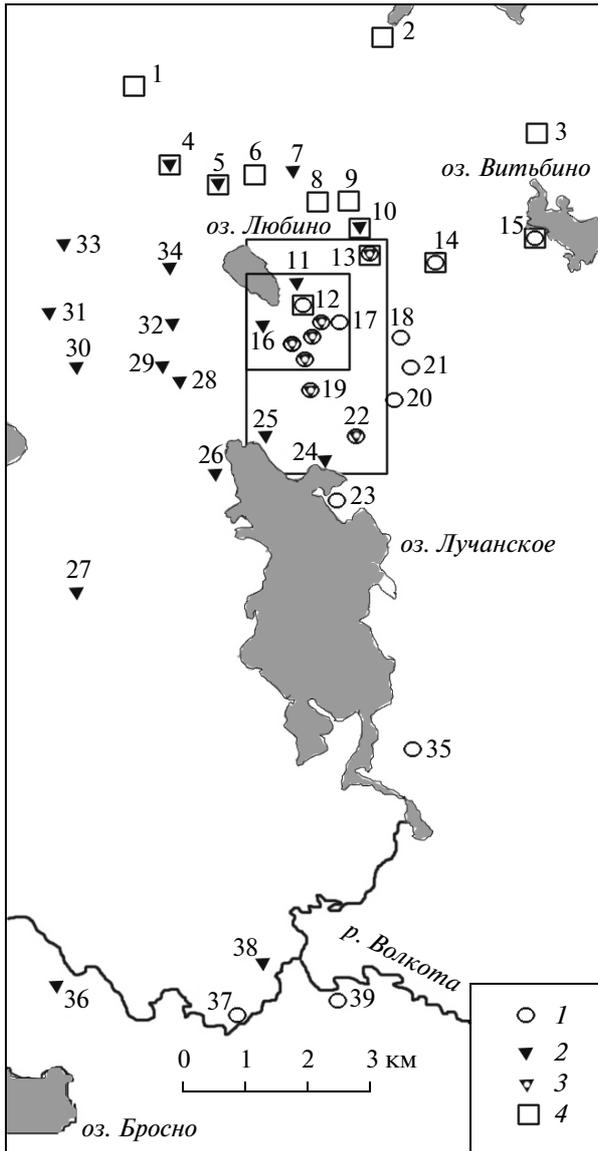


Рис. 1. Пункты отлова обыкновенных бурозубок в окрестностях озер Лучанское и Любино (Андреапольский р-н Тверской области). Большой рамкой выделена область пунктов отлова, данные по которым приведены в табл. 1. Малой рамкой выделена область рис. 2. 1 – раса Москва, 2 – раса Западная Двина, 3 – раса Западная Двина и гибриды с расой Москва, 4 – раса Селигер.

ставляла 250–280 м. Координаты линий определены с помощью GPS и нанесены на электронную карту, которая послужила основой при обработке данных.

Всего в области контакта трех хромосомных рас в районе озер Brosno, Лучанское, Любино в 2007–2010 гг. исследованы кариотипы 417 бурозубок из 39 пунктов: 113 особей расы Селигер, 160 – расы Западная Двина, 132 – расы Москва, 12 гибридов хромосомных рас Москва и Западная

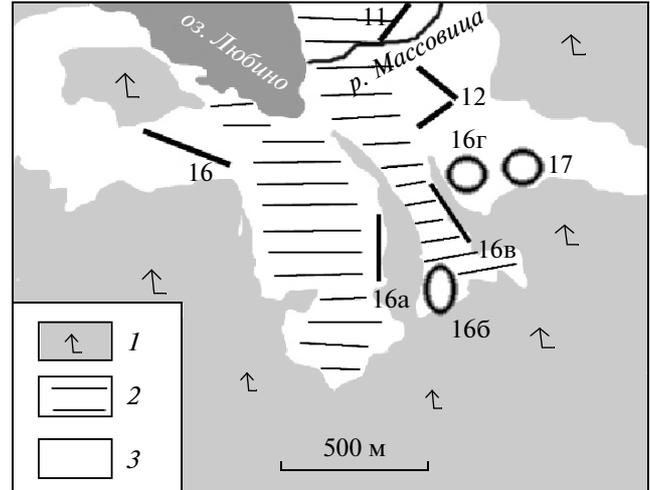


Рис. 2. Размещение линий ловушек (обозначены цифрами 11, 12, 16а–16г, 17) на южной окраине пос. Любино (выделен малой рамкой на рис. 1). Номера линий соответствуют табл. 1. 1 – ельник с подлеском и травяным ярусом, 2 – постройки и огороды села, 3 – поля и луга с кустарником.

Двина [3–6, новые данные], и 37 бурозубок в гибридной зоне в окрестности пос. Любино. Результаты кариологической идентификации особей в той части зоны контакта рас, где были отмечены гибриды (на рис. 1 выделена большой рамкой), представлены в табл. 1.

Хромосомные препараты готовили по стандартной методике из клеток костного мозга и селезенки [4]. Идентификацию хромосом проводили по рисунку G-окраски (с использованием трипси-на) в соответствии с международной номенклатурой хромосом обыкновенной бурозубки [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ранее мы показали, что контакт хромосомной расы Москва с расами Селигер и Западная Двина на протяжении более 100 км проходит по краевым образованиям вепсовской стадии ледника (15.2 тыс. лет назад), поэтому, вероятно, возник в позднеледниковье, т. е. более 12 тыс. лет назад в период формирования современной речной сети и лесотундровых экосистем на Валдайской возвышенности [3, 4].

Раса Москва широко распространена в междуречье Волги и Оки. В послеледниковье она расселялась на запад из рефугиумов внеледниковой области до современной границы с расами Селигер и Западная Двина. Расы Западная Двина и Селигер расселялись на восток из рефугиумов ледниковой области [3]. В районе контакта трех рас проходит восточная граница расы Западная Двина.

Зона контакта хромосомных рас Москва и Западная Двина прослежена нами на протяжении

Таблица 1. Пункты отлова и число исследованных особей хромосомных рас Западная Двина (Wd), Москва (Mo) и их гибридов в области, выделенной большой рамкой на рис. 1

№ пунктов	Координаты	Год	Wd	F ₁	Mo
11	56°57' N/32°03' E	2008	4	—	—
12	56°58'35" N/32°02'21" E	2008	—	—	14
13	56°58'25" N/32°02'26" E	2008	4	1*	1*
16	56°58'17" N/32°01'41" E	2007	4	—	—
16	56°58'17" N/32°01'41" E	2010	7*	—	—
16а	56°58'08" N/32°02'23" E	2010	3*	1*	2*
16б	56°58'01" N/32°02'33" E	2010	6*	5*	2*
16в	56°58'09" N/32°02'36" E	2010	4*	2*	6*
16г	56°58'17" N/32°02'38" E	2010	2*	1*	3*
17	56°58'15" N/32°02'50" E	2010	—	—	8*
17	56°58'15" N/32°02'50" E	2008	—	—	10
19	56°56' N/32°03' E	2008	1	1*	1
22	56°55' N/32°04' E	2008	6	1*	2
24	56°55' N/32°03' E	2008	6	—	—
25	56°55' N/32°02' E	2008	5	—	—
Всего			52	12	49

Примечание. Номера пунктов соответствуют рис. 1 и 2.

*Отмечены ранее не опубликованные данные и сборы 2010 г.

20 км от крайней северо-восточной точки распространения расы Западная Двина между озерами Любино и Витьбино (рис. 1, 13) до р. Волкота у села Волок (рис. 1, 38). Южнее оз. Бросно зона контакта этих рас не известна, но, вероятно, она проходит западнее, по р. Торопа, поскольку одна бурозубка расы Москва была обнаружена в Бубоницах (56°44' N/31°31' E) в популяции расы Западная Двина [3, 4].

По общим контурам зона контакта рас Москва и Западная Двина приближается к строго парапатрической, поэтому было достаточно сложно оценить величину взаимного проникновения одной расы в ареал другой. В районе озер Любино и Лучанское бурозубки обеих рас и гибриды отлов-

лены в четырех пунктах на семи линиях ловушек, протяженностью 250–280 м (рис. 1, 13, 19, 22; рис. 2, 16а–16г).

Большая часть территории, на которой изучалась гибридная зона, покрыта ельниками с подлеском и травяным ярусом. Часть территории занимают заброшенные селхозугодья, выпасы и луговые сенокосные участки, вырубки, зарастающие разнотравным листовым лесом. Обыкновенная бурозубка — эвритопный вид, и подобная мозаика мест обитания не способна повлиять на расселение хромосомных рас [8].

Гибридная зона хромосомных рас Москва и Западная Двина исследована на южной окраине пос. Любино. Расположение линий показано на

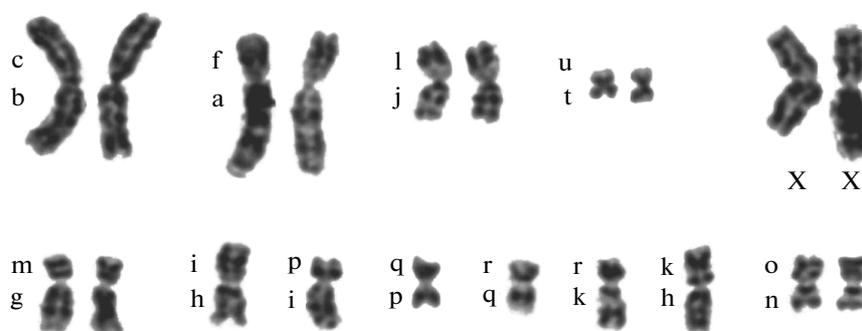


Рис. 3. Кариотип самки, гибрида хромосомных рас Москва и Западная Двина.



Рис. 4. Кариотип самки хромосомной расы Москва, гетерозигота по центрическому слиянию jl.

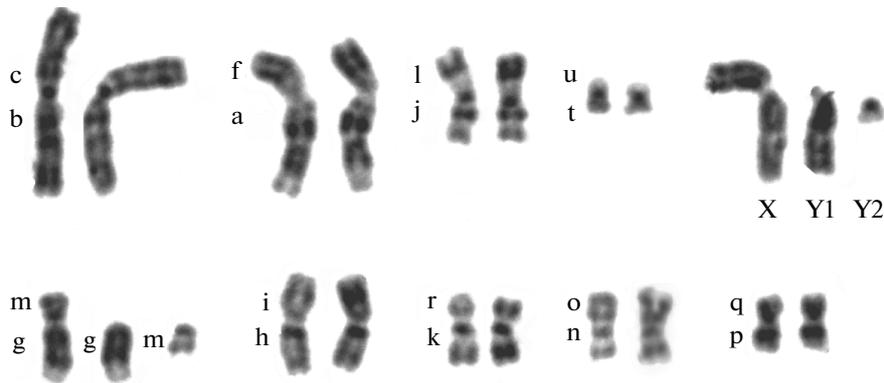


Рис. 5. Кариотип самца хромосомной расы Москва, гетерозигота по слиянию gm.

схематической карте (рис. 2). Шесть линий ловушек были расставлены, начиная с пункта 16, где ранее в июле 2007 г. были отловлены бурозубки расы Западная Двина, к пунктам 12 и 17, где в июле 2008 г. были пойманы бурозубки расы Москва. Подобное распространение двух хромосомных рас сохранилось и летом 2010 г. (табл. 1). На четырех линиях (16а–16г) отловлены обе расы и гибриды (табл. 1, рис. 2). Доля гибридов на этих линиях ловушек составляет 24.3%. Ширина зоны, где отмечены обе расы и гибриды, не превышает 500 м, т.е. расстояния между пунктами 16 и 12.

Все отловленные бурозубки оказались неполовозрелыми сеголетками. Следовательно, отмеченные особенности распределения хромосомных рас в гибридной зоне отражают расселение молодых неполовозрелых особей. Вместе с тем важно отметить, что отлов бурозубок живоловками дает выборку преимущественно оседлых, а не мигрирующих особей [9]. Известно, что у самцов расы Москва в период размножения средний размер участка равен 161 м (максимальное расстояние между крайними точками) [10]. Следовательно, ширина области взаимного проникновения рас ограничена всего несколькими участками самцов.

В исследованном нами районе область совместного обитания трех рас также крайне мала.

Только в одном случае на линии ловушек протяженностью 250 м были пойманы особи всех трех рас (рис. 1, 13) [6]. В зоне контакта хромосомных рас Москва и Западная Двина раса Селигер отмечена от пункта 12 до пункта 13 всего на протяжении 2.5 км. Именно узкая гибридная зона хромосомных рас Москва и Западная Двина определяет крайне малую территорию совместного обитания всех трех рас.

Описания кариотипов хромосомных рас Москва и Западная Двина из гибридной зоны представлены в отдельной публикации [11]. Хромосомная формула расы Москва: XX/X₁Y₂ af, bc, gm, hi, jl, kr, no, pq, tu [12]. Хромосомная формула расы Западная Двина: XX/X₁Y₂ af, bc, gm, hk, ip, jl, no, qr, tu [13]. Мономорфные кариотипы этих рас отличаются по трем парам метацентриков расы Москва (hi, kr, pq) и расы Западная Двина (hk, ip, qr). В кариотипе гибрида присутствуют оба гаплоидных набора хромосом расы Москва и Западная Двина (рис. 3). В мейозе I гибрида при конъюгации шести монобрахиальных гомологов образуется кольцо, RVI (hi/ip/pq/qr/rk/kh). У единственного половозрелого гибридного самца, отловленного в апреле 2008 г., были отмечены нормально развитые семенники и в мазках из семенных канальцев присутствовали сперматозоиды.

Среди бурозубок расы Москва в гибридной зоне были выявлены три особи, гетерозиготные по центрическому соединению $j1$ (рис. 4), и одна особь, гетерозиготная по центрическому соединению gm (рис. 5). Ранее гетерозиготность по слиянию gm отмечалась в другом районе гибридной зоны рас Москва и Селигер [14].

ОБСУЖДЕНИЕ

Приспособленность гибридов

Центрические слияния относятся к типу “транслокаций целого плеча” (whole-arm translocation, термин Г. Мёллера) акроцентрических хромосом. Сравнительно недавно в гибридных зонах хромосомных рас обыкновенной бурозубки, образованных гибридами – комплексными гетерозиготами, обнаружены рекомбинанты с реципрокной транслокацией целого плеча метацентрических хромосом [15, 16]. В гибридной зоне хромосомных рас Москва и Селигер частота этой перестройки близка к 1 : 600 [15], т.е. к частоте спонтанно возникающих хромосомных мутаций. Поскольку в достаточно хорошо изученных популяциях обыкновенной бурозубки хромосомный полиморфизм по этой перестройке не известен, то, очевидно, транслокации целого плеча метацентрических хромосом не участвовали в эволюционных изменениях кариотипа [17].

Широкое распространение в популяциях хромосомных перестроек типа центрических слияний, в том числе возникновение множественных половых хромосом (XX/Y_1Y_2) в результате соединения первоначальной акроцентрической X-хромосомы и одной из акроцентрических аутосом, становится возможным в тех случаях, когда в эволюции вида возникает механизм “направленного расхождения” хромосом в мейозе (термин М. Уайта).

По данным исследования мейоза у гибридов хромосомных рас Oxford/Aberdeen [18], Drnholec/Białowieża [19] и Новосибирск/Томск [20], частота образования унивалентов в диакинезе и нерасхождений в метафазе I растет по мере усложнения конфигураций в мейозе от тривалентов (CIII) и тетравалентов (CIV) к мультивалентам CIX и CX. Нарушения кольцевых конфигураций в пахитене мейоза часты у самцов с мультивалентами RIV хромосомных рас Hällefors и Upsala, но плодовитость таких гибридов не отличается от гомозиготных самцов [21]. В мейозе I гибридов – комплексных гетерозигот RIV, CIV, CV из двух гибридных зон в Польше – отмечена повышенная смертность половых клеток (germ-cells) на разных стадиях мейоза, не влияющая на плодовитость самцов [22]. Образование унивалентов хромосом и других синаптических aberrаций отмечалось у гибридов Drnholec/Białowieża [19] и Новосибирск/Томск [20]. Однако ненарушенные конфи-

гурации мультивалентов также часты во всех изученных случаях комплексных гетерозигот. У гибридов Селигер/Москва описаны нормальные синаптические конфигурации из самых длинных 11-членных цепей (CXI) [14].

Плодовитость гибридов – комплексных гетерозигот может возрастать также из-за хромосомного полиморфизма некоторых рас. Например, в мейозе I гибридов полиморфных рас Drnholec и Białowieża отмечены не только 10-членные цепи (CX), но и различные варианты мультивалентов от CIV до CX, что увеличивает вероятность правильного расхождения гомологов [19].

Следует подчеркнуть, что самцы с нормально развитыми семенниками и спермиями отмечались во всех изученных случаях гибридов – комплексных гетерозигот [14, 21–23]. Во многих гибридных зонах отмечаются особи с рекомбинантными кариотипами, что свидетельствует об успешности возвратных скрещиваний и плодовитости гибридов первого поколения (F_1). Было показано, что доля гибридных особей не изменилась после перезимовки, следовательно, гибриды обладают нормальной жизнеспособностью [14].

Ширина зоны симпатрии хромосомных рас

Ширина гибридной зоны – важный показатель, так как не только доля гибридов в популяции, но и размер этой гибридной популяции определяют поток генов и то влияние, которое оказывает гибридизация на исходные формы. В унимодальных гибридных зонах хромосомных рас Oxford/Hermitage, Ulm/Drnholec и Туров/Западная Двина ширина зоны достигает 40–100 км [24–26]. Бимодальные зоны кажутся более узкими, но достоверно определить разброс рекомбинантных особей в таких зонах крайне сложно.

Оценить ширину гибридной зоны сложно не только из-за постепенного снижения числа гибридов на периферии зоны, но главным образом потому, что выявляемая доля возвратных скрещиваний во многом зависит от кариотипов исходных форм. В случае, когда у одной формы хромосомы метацентрические, а у другой – акроцентрические, например, у рас Туров и Западная Двина, либо у одной из рас наблюдается полиморфизм по перестройкам, выявляемая доля возвратных скрещиваний будет больше, чем у гибридов хромосомных рас с мономорфными кариотипами, такими как у рас Москва и Западная Двина. Поэтому для сравнения ширины бимодальных гибридных зон мы использовали ширину зоны совместного обитания (симпатрии) рас.

Среди особенностей гибридных зон важно отметить различную ширину зон симпатрии. Самые широкие зоны симпатрии образуют расы Hattsjö и Sidensjö в Швеции и Новосибирск и Томск [27–29]

Таблица 2. Некоторые характеристики бимодальных гибридных зон обыкновенной бурозубки

№ п.п.	Гибридные зоны	Ширина зоны совместного обитания рас, км	Тип F ₁	Число особей исходных рас	Число гибридов фактическое (ожидаемое)	Доля гибридов, %
1	Hattsujö (Ha)/Sidensjö (Si) [27, 28]	13	СIII CIV	Ha – 47 Si – 10	28 (34.4)	32.9
2	Hällefors (Hä)/Upsala (Up) [30]	2.7	RIV	Hä – 26 Up – 63	47 (62.0)	34.5
3	Guzowy Młyn (Gu)/Łęgucki Młyn (Łg), пункт Kupin I [31, 22]	< 2.7	RIV, CV	Gu – 2 Łg – 4	4 (4.8)	40
4	Москва (Mo)/Западная Двина (Wd) (наши данные)	0.5	RVI	Mo – 13 Wd – 15	9 (18.4)	24.3
5	Новосибирск (No)/Томск (To) [29]	12.85	CIX	No – 169 To – 54	75 (126.8)	25.2
			СIII	No (qr) – 55 To (q, r) – 43	70 (83.6)	41.6
6	Drnholec (Dn)/Białowieża (Bi) [32, 19]	1.7	CIV-CX	Dn – 79 Bi – 63	39 (89.8)	21.5
7	Москва (Mo)/Селигер (Sl) [33, 34]	2.5	CXI	Mo – 46 Sl – 85	32 (76.8)	24.4

(табл. 2). При этом гибридная зона Hattsujö/Sidensjö образована гибридами СIII и CIV (простыми и комплексными гетерозиготами) и ее можно рассматривать как переходную между уни- и бимодальной (табл. 2, № 1), в то время как гибридная зона Новосибирск/Томск образована гибридами – комплексными гетерозиготами СIII и CIX.

В гибридных зонах хромосомных рас Hällefors/Upsala в Швеции и Guzowy Młyn/Łęgucki Młyn в Польше ширина зоны симпатрии не превышает 2.7 км и не отличается от ширины зоны взаимного проникновения рас Москва и Селигер (табл. 2).

В то же время в первых двух случаях общая ширина гибридной зоны близка к 20 км, а в последнем – приблизительно совпадает с зоной симпатрии. Отмеченное различие скорее всего объясняется особенностями выявления гибридных рекомбинантов, а не действительной шириной гибридной зоны.

Гибридную зону хромосомных рас Москва и Западная Двина можно отнести к бимодальному типу гибридных зон, поскольку исходные хромосомные расы не только сохраняются, но и превосходят по численности гибридных особей. По нашим данным, зона совместного обитания рас Москва и Западная Двина у пос. Любино – самая узкая среди известных в настоящее время гибридных зон. Эта зона в 3 раза уже зоны симпатрии рас Drnholec/Białowieża в Польше и в 5 раз уже зоны совместного обитания рас Москва и Селигер у оз. Селигер (табл. 2).

Как видно из данных табл. 2, проникновение одной популяции на территорию другой не коррелирует ни с типом гетерозиготности гибридов, ни с долей гибридов. В самых разных гибридных зонах ширина области совместного обитания изменяется непредсказуемо от 0.5 до 13 км (табл. 2). Вероятнее всего, взаимное проникновение хромосомных рас определяется такими формами конкуренции, как уклонение от контактов и разделение экологических ниш, т. е. в конечном счете изменением типа расселения [6].

В одних случаях в гибридных зонах может сохраняться тип расселения, характерный для локальных популяций одной хромосомной расы, например, в гибридной зоне хромосомных рас Москва и Селигер [8], в других, при напряженных конкурентных отношениях или их ослаблении, тип расселения может меняться.

В большинстве случаев в зоне симпатрии преобладает одна форма (табл. 2, № 1, 2, 5, 7), что может быть связано с ограниченным вселением одной расы на территорию другой или различной их плотностью в зоне контакта в данный сезон, поскольку численность соседних популяций у обыкновенной бурозубки изменяется независимо [8].

Узкая зона симпатрии хромосомных рас Москва и Западная Двина свидетельствует о напряженных конкурентных отношениях этих рас. Напротив, широкие зоны симпатрии рас Новосибирск и Томск или рас Hattsujö и Sidensjö в Швеции могут указывать на ослабление конкурентных отношений.

Доля гибридов

Унимодальные гибридные зоны, такие как Oxford/Hermitage и Ulm/Drnholec, образованы преимущественно гибридными особями [24, 25]. Исходные хромосомные формы встречаются реже гибридов, а частота гомо- и гетерозигот примерно соответствует ожидаемой при случайном скрещивании.

В бимодальных гибридных зонах частота встречаемости гибридов и ее соответствие ожидаемой зависят от типа гибридов. В зонах симпатрии хромосомных рас с относительно простыми мультивалентами в мейозе I гибридов (RIV, CIV, CV) наблюдаемые частоты близки к ожидаемым (табл. 2, № 1–3) и составляют 76–83%. Доля гибридов с более сложными мультивалентами в мейозе I (RVI, CIX–CXI) уменьшается на треть, при этом увеличивается разница между наблюдаемыми и ожидаемыми частотами. Расчет по уравнению Харди–Вайнберга для малых выборок показал, что наблюдаемое число гибридов в зонах контакта рас Москва/Западная Двина, Новосибирск/Томск (окрестности Новосибирска), Drnholec/Białowieża и Москва/Селигер в 2 раза ниже ожидаемого (табл. 2, № 4–7). В зоне контакта хромосомных рас Новосибирск и Томск в окрестностях Кемерово доля гибридов также в 2 раза ниже ожидаемой [12], но в этой работе не выделена область совместного обитания хромосомных рас.

Бурозубки, самцы и самки, распределены по территории не случайным образом, а занимают определенные участки [10]. Поэтому можно предположить, что недостаток гетерозигот в популяциях – следствие эффекта Валунда. Однако сравнение долей гетерозигот по центрическому слиянию qg и комплексных гетерозигот в гибридной зоне хромосомных рас Новосибирск/Томск (табл. 2, № 5) показывает, что эффектом Валунда невозможно объяснить двукратные различия найденных и ожидаемых частот комплексных гетерозигот в бимодальных зонах (табл. 2, № 4–7).

В бимодальных гибридных зонах обыкновенной бурозубки уменьшение числа гибридов может быть связано как со снижением плодовитости гибридов – комплексных гетерозигот первого поколения, так и с нарушением плодовитости при возвратных скрещиваниях.

Можно допустить, что снижение доли гибридов связано с ростом частоты униввалентов и нерасхождений по мере усложнения мультивалентов в мейозе I гибридов [18–20]. Однако снижения плодовитости гибридов F₁ ни в одном случае не было показано. Не исключено, что преобладающее “направленное расхождение” мультивалентов в мейозе обыкновенной бурозубки гарантирует плодовитость гибридов.

Уменьшение доли гибридов может объясняться нарушением плодовитости гибридов второго

поколения (F₂) и возвратных скрещиваний и обуславливаться генами, а не хромосомными перестройками. У млекопитающих известно много случаев, когда гибриды первого поколения плодовиты, но в последующих скрещиваниях гибридов и в возвратных скрещиваниях плодовитость самцов нарушается. Так, было показано, что у криптических видов южно-американских грызунов рода *Thrichomys* и хромосомных рас мускусной землеройки *Suncus murinus* нормальная плодовитость гибридов F₁ сопровождалась нарушением плодовитости гибридных самцов второго поколения и возвратных скрещиваний. Эти нарушения определялись исключительно генетической несовместимостью между аллелями, контролирующими начальные стадии мейоза, а не хромосомными различиями [20, 35, 36].

У гибридов хромосомных рас Hattusjö и Sidenjö в Швеции отмечалось уменьшение веса семенников и повышенная смертность гамет, также не связанная с робертсоновскими перестройками [23, 28].

Высказывалось предположение, что особенности гибридной зоны хромосомных рас обыкновенной бурозубки могут зависеть от уменьшения величины миграционного потока между локальными популяциями в результате изменения типа расселения на границе популяций и ограниченного вселения особей одной расы на территорию другой. В гибридной зоне хромосомных рас Москва и Селигер в окрестности озера Селигер моделирование смены расселения бурозубок со “спирального поиска” (по Васеру) на “прямой поиск” (по Мюррею) показало хорошую корреляцию с фактическими данными [8]. Но следует подчеркнуть, что в данной популяционной модели ограничиваются именно возвратные скрещивания и в этом отношении она сходна с генетической моделью нарушения плодовитости гибридных самцов при возвратных скрещиваниях.

Анализируя различные типы гибридных зон между хромосомными расами обыкновенной бурозубки, мы приходим к следующим выводам.

1. Ширина зоны симпатрии хромосомных рас изменяется в значительных пределах, 0.5–13 км, и не коррелирует с цитогенетическими особенностями гибридов или их частотой. Вероятнее всего, она определяется не генетическими, а экологическими факторами – типом расселения и конкурентными отношениями популяций. По нашим данным, гибридная зона хромосомных рас Москва и Западная Двина у пос. Любино – самая узкая среди известных в настоящее время гибридных зон. Такую крайне узкую зону симпатрии можно рассматривать как следствие конкурентных отношений популяций.

2. Доля гибридов в зоне симпатрии рас зависит от типа гетерозиготности гибридов и уменьшает-

ся с 33–40% (гибриды – гетерозиготы CIII, CIV, RIV) до 21.5–25.2% (гибриды – гетерозиготы RVI, CV–CXI), а наблюдаемые частоты гибридов становятся в 2 раза ниже ожидаемых, и это различие невозможно объяснить эффектом Валунда.

3. Поскольку доля гибридов не зависит от ширины зоны симпатрии, это обстоятельство указывает скорее на генетические факторы, ограничивающие численность гибридов, чем экологические. Если бы численность гибридов определялась конкурентными отношениями хромосомных рас, то она отличалась бы в гибридных зонах с разной шириной зон симпатрии.

4. Уменьшение числа гибридов может быть связано как со снижением плодовитости гибридов – комплексных гетерозигот первого поколения, так и с нарушением плодовитости при возвратных скрещиваниях. Бимодальные гибридные зоны можно рассматривать как “зоны напряжения” [37, 38], в которых снижение плодовитости гибридов компенсируется притоком населения из контактирующих рас.

Авторы выражают благодарность Н.А. Щипанову, А.В. Чабовскому, С.В. Павловой, Д.А. Александрову, А.Н. Щипанову за помощь в сборе материала в апреле 2008 г.

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (грант 09-04-00530), программы Фундаментальные исследования Президиума РАН “Биологическое разнообразие” и ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (2009-1.1-141-063-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hausser J., Fedyk S., Fredga K. et al. Definition and nomenclature of the chromosome races of *Sorex araneus* // Folia Zool. 1994. V. 43. Suppl. 1. P. 1–9.
- Jiggins C.D., Mallet J. Bimodal hybrid zones and speciation // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. P. 250–255.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М. Эндемизм хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. и возможность сохранения рефугиумов в области покровного оледенения Поздневалдайской эпохи // ДАН. 2007. Т. 416. № 6. С. 1–4.
- 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.
- Борисов Ю.М., Ковалева А.А., Ирхин С.Ю., Орлов В.Н. Зоны контакта и места совместного обитания трех хромосомных рас *Sorex araneus* L. (Mammalia) на юге Валдайской возвышенности // ДАН. 2009. Т. 428. № 2. С. 275–277.
- Орлов В.Н., Борисов Ю.М., Ирхин С.Ю., Ковалева А.А. Особенности зоны контакта трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) как показатель конкуренции популяций // Экология. 2010. № 6. С. 459–463.
- 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.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В. Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации. Может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. 2008. Т. 44. № 6. С. 734–745.
- Щипанов Н.А., Куницын А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B. et al. Population ecology of red-toothed shrews. *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon* in Central Russia // Advances in the biology of shrews. II. Special publication of the International society of shrew biologist. N.Y. 2006. P. 201–216.
- Orlov V.N., Borisov Yu.M. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* L., 1758 (Mammalia: Insectivora) from the south part of Valdai Heights (Russia) // Comp. Cytogenet. 2007. V. 1. № 2. P. 101–106.
- Анискин В.М., Лукьянова И.В. Новая хромосомная раса и анализ гибридной зоны двух кариоморф *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // ДАН. 1989. Т. 39. С. 1260–1262.
- Булатова Н.Ш., Наджафова Р.С., Крапивко Т.П. Внутривидовые филогенетические связи у *Sorex araneus* L.: южнобалтийская подгруппа хромосомных рас // Генетика. 2002. Т. 38. № 1. С. 79–85.
- Павлова С.В., Булатова Н.Ш., Щипанов Н.А. Цитогенетический контроль гибридной зоны двух хромосомных рас *Sorex araneus* перед сезоном размножения // Генетика. 2007. Т. 43. № 12. С. 1619–1626.
- Pavlova S.V., Kolomiets O.L., Bulatova N.Sh., Searle J.B. Demonstration of a WART in a hybrid zone of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus) // Comp. Cytogenet. 2008. V. 2. № 2. P. 115–120.
- Fedyk S., Chetnicki W. Whole-arm reciprocal translocation in a hybrid population of *Sorex araneus* // Chromosome Res. 2009. V. 17. № 4. P. 451–454.
- 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.
- Mercer S.J., Wallace B.M.N., Searle J.B. Male common shrews (*Sorex araneus*) with long meiotic configuration can be fertile: implications for chromosomal models of speciation // Cytogenet. Cell Genet. 1992. V. 60. № 1. P. 68–73.
- Jadwiszczak K.A., Banaszek A. Fertility in the male common shrews, *Sorex araneus*, from the extremely narrow hybrid zone between chromosome races // Mammalian Biol. 2006. V. 71. P. 257–267.
- Бородин П.М., Поляков А.В. Гены, хромосомы и видообразование // Современные проблемы биологической эволюции. М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 136–148.

21. *Narain Y., Fredga K.* Meiosis and fertility in common shrews, *Sorex araneus*, from a chromosomal hybrid zone in central Sweden // *Cytogenet. Cell Genet.* 1997. V. 78. № 3–4. P. 253–259.
22. *Banaszek A., Fedyk S., Szalaj K.A., Chetnicki W.* A comparison of spermatogenesis in homozygotes, simple Robertsonian heterozygotes and complex heterozygotes of the common shrew (*Sorex araneus* L.) // *Hereditas.* 2000. V. 84. Pt 5. P. 570–577.
23. *Narain Y., Fredga K.* Spermatogenesis in common shrews, *Sorex araneus*, from a hybrid zone with extensive Robertsonian polymorphism // *Cytogenet. Cell Genet.* 1998. V. 80. № 1–4. P. 154–164.
24. *Jones R.M., Searle J.B.* Mapping the course of the Oxford-Hermitage chromosomal hybrid zone in the common shrew *Sorex araneus* – a GIS approach // *Mammalia.* 2003. V. 68. P. 193–200.
25. *Zima J., Slivkov L., Tomášková L.* New data on karyotypic variation in the common shrew, *Sorex araneus*, from the Czech Republic: an extension of the range of the Las-ka race // *Mammalia.* 2003. V. 68. № 2. P. 209–215.
26. *Borisov Yu.M., Cherepanova E.V., Orlov V.N.* A wide hybrid zone of chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia), between the Dnieper and Berezina Rivers (Belarus) // *Comp. Cytogenet.* 2010. V. 3. № 2. P. 195–201.
27. *Fredga K., Narain Y.* The complex hybrid zone between the Abisko and Sidensjö chromosome races of *Sorex araneus* in Sweden. // *Biol. J. Linn. Soc.* 2000. V. 70. P. 285–307.
28. *Fredga K.* Reconstruction of the postglacial colonization of *Sorex araneus* into northern Scandinavia based on karyotype studies, and the subdivision of the Abisko race into three // *Rus. J. Theriol.* 2007. V. 6. № 1. P. 85–96.
29. *Polyakov A., White Th., Jones R. et al.* Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in Siberia // *J. Evol. Biol.* 2011. V. 24. P. 1393–1402.
30. *Narain Y., Fredga K.* A hybrid zone between the Hallefors and Uppsala chromosome races of *Sorex araneus* in central Sweden: Evolution in the *Sorex araneus* Group. Cytogenetic and Molecular Aspects // *Hereditas.* 1996. V. 125. P. 137–145.
31. *Banaszek A.* The structure of the contact zone between the chromosomal races Družno and Łęgucki Młyn in the common shrew (*Sorex araneus*) in north-east Poland: Preliminary results // *Folia Zool.* 1994. V. 43. Suppl. 1. P. 11–19.
32. *Szalaj K.A., Fedyk S., Banaszek A. et al.* A hybrid zone between two chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus*, in eastern Poland. Preliminary results // *Hereditas.* 1996. V. 125. P. 169–176.
33. *Щупанов Н.А., Павлова С.В.* Гибридизация хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Москва и Селигер: вероятность скрещивания и выживание гибридов // *ДАН.* 2007. Т. 417. № 6. С. 847–849.
34. *Bulatova N., Jones R.M., White T.A. et al.* Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in European Russia // *J. Evol. Biol.* 2011. V. 24. № 3. P. 573–586.
35. *Axenovich T.I., Rogatchova M.V., Oda S.-I., Borodin P.M.* Inheritance of male hybrid sterility in the house musk shrew (*Suncus murinus*, Insectivora, Soricidae) // *Genome.* 1998. V. 41. P. 825–831.
36. *Borodin P.M., Barreiros-Gomez S.C., Zhelezova A.I. et al.* Reproductive isolation due to the genetic incompatibilities between *Thrichomys pachyurus* and two subspecies of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae) // *Genome.* 2006. V. 49. P. 159–167.
37. *Bazykin A.D.* Hypothetical mechanism of speciation // *Evolution.* 1969. V. 23. P. 685–687.
38. *May R.M., Endler J.A., McMurtie R.E.* Gene frequency clines in the presence of selection opposed by gene flow // *Am. Nat.* 1975. V. 109. P. 659–676.

Narrow Hybrid Zone between Moscow and Western Dvina Chromosomal Races and Specific Features of Population Isolation in Common Shrew *Sorex araneus* (Mammalia)

V. N. Orlov, Yu. M. Borisov, E. V. Cherepanova, O. O. Grigor'eva, A. G. Shestak, and V. B. Sycheva

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

e-mail: orlovvic@yandex.ru

The contact zone between Moscow and Western Dvina chromosomal races of common shrew *Sorex araneus* L. at the south of the Valdai Heights was traced over a distance of 20 km. Within this, close to parapatric, contact zone of chromosomal races the width of sympatry zone was about 500 m (the narrowest among currently known hybrid zones), and the proportion of hybrids was 24.3%. It was shown that in bimodal hybrid zones between chromosomal races of common shrew the width of sympatry zones varied from 0.5 to 13 km. This width does not correlate with the cytogenetic features of the hybrids, and seems to be determined by competitive relations between the races. The hybrid proportion is determined by the type of hybrid heterozygosity, and decreased in the race sympatry zone from 33–40 to 21.5–25.2%. The decrease of the hybrid proportion can be associated with the abnormal fertility of either the first generation, or the backcross hybrids.