

ЧЕРТИЛИНА
Ольга Владимировна

**Организация сообществ и филогенетические связи
мышевидных грызунов открытых ландшафтов
северо-восточной части Внутренней Азии**

03.02.04 — зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2015

Работа выполнена в лаборатории экологии сообществ позвоночных животных федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук
Литвинов Юрий Нарциссович

Официальные оппоненты: **Сидоров Геннадий Николаевич**,
доктор биологических наук, профессор,
Омский государственный педагогический
университет, кафедра биологии;

Романенко Светлана Анатольевна,
кандидат биологических наук,
Институт молекулярной и клеточной биологии СО
РАН, старший научный сотрудник

Ведущее организация: Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт экологии растений и
животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Защита диссертации состоится «_» 2015 г. в 10 часов на заседании
диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии
животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе 11.
Факс: +7 (383) 217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и
экологии животных СО РАН и на сайте института www.eco.nsc.ru

Автореферат диссертации разослан «_» месяц 2015г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Многими исследованиями показано, что изучение экологического и генетического состава популяций мышевидных грызунов позволяет уточнить таксономический статус отдельных видов, определить их филогенетические связи, а также вносит вклад в решение проблемы формирования и существования их современных сообществ (Шварц, 1980; Большаков и др., 1986; Щипанов, 1998; Роговин, 1999; Абрамсон, 2007; 2009; Lebedev et al., 2007).

Представители отряда Грызуны (Rodentia Bowdich, 1821) – одна из самых многочисленных и широко распространённых в открытых ландшафтах групп животных. Под открытыми ландшафтами мы понимаем в основном степные, частично значительно разреженные лесостепные участки, расположенные в равнинных и высокогорных районах Восточно-Казахстанского нагорья, Юго-Восточного Горного Алтая, Юго-Западной Тувы, Прибайкалья, Северной Монголии. Сообщества грызунов (совместно проживающие популяционные группировки) представляют собой элементы населения с различными ландшафтными особенностями видового и количественного состава. Изучение структуры сообществ позволяет выявить состав и соотношение популяций стенотопных, с узким ареалом, аборигенных элементов фауны и широко распространенных эвритопных видов полевок, обитающих в открытых высокогорных ландшафтах Юга Сибири, Казахстана и Монголии.

Представляется важным сравнительное изучение некоторых популяционных характеристик (в частности, экологических стратегий, таких как скорость роста, сроки размножения и параметры плодовитости) разных по типу распространения и биотопической приуроченности видов полевок (узкочерепной – *Microtus gregalis* (Pallas, 1779) и плоскочерепной – *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899)), наиболее многочисленных в изучаемых ландшафтах грызунов.

Анализ межпопуляционного и внутривидового разнообразия включает изучение молекулярно-генетической изменчивости скальных полевок, обитающих на территории Внутренней Азии. Это связано с формированием структуры рельефа и палеоклиматической историей горных ландшафтов (Lebedev et al., 2007; Величко, 2009; Kohli et al., 2014). Возникшие разрывы ареалов, образование рефугиумов приводят к усложнению внутривидовой структуры, разделению на отдельные эволюционные линии (Hewitt, 1996). Генетическая изменчивость скальных полевок, обитающих на данной территории, остаются практически неизученными.

Проведенные в пределах Внутренней Азии эколого-фаунистические и популяционно-генетические исследования грызунов сравнительно немногочисленны. Научные публикации зоологов для изучаемой территории не имеют системного характера и разобщены во времени десятками лет. Поэтому вышеуказанные аспекты изучения мышевидных грызунов рассматриваемого региона, несомненно, представляются актуальными.

Цель исследования: на основе изучения сообществ и популяций грызунов равнинных и горно-степных районов северо-восточной части Внутренней Азии выявить основные закономерности их структурной организации, сравнить популяционные характеристики роста и размножения фоновых видов грызунов, определить молекулярно-генетические аспекты изменчивости в популяциях модельных горно-степных видов.

В работе решались следующие **задачи**:

1. Сравнить фаунистический состав и особенности ландшафтного распределения населения грызунов на отдельных модельных степных и горно-степных участках Внутренней Азии.
2. Проанализировать структуру, сходство и различие, а также параметры разнообразия сообществ грызунов, обследованных участков.
3. Определить экологические стратегии совместно обитающих популяций видов полевок с различной структурой ареала.
4. Провести исследование генетической изменчивости в популяциях плоскочерепной полевки в пределах ареала. На основе данных о последовательности гена *cytochrome b* оценить полиморфизм ее митохондриальной ДНК.
5. Выявить генетическую структуру видов скальных полевок для формирования предварительной гипотезы об их филогенетических связях.

Научная новизна работы. В работе проведен оригинальный сравнительный анализ населения и организации сообществ грызунов открытых территорий труднодоступных горных и степных районов Внутренней Азии. Определены стратегии плодовитости и роста в популяциях разных по характеру распространения и биотопической приуроченности видов полевок, совместно обитающих в горно-степных районах. Впервые исследована межвидовая и внутривидовая генетическая изменчивость скальных полевок (рода *Alticola*) в пределах региона (Чертилина и др., 2012).

Теоретическое и практическое значение. Изучение современной структуры популяций и сообществ грызунов открытых ландшафтов северо-восточной части Внутренней Азии – необходимый этап в создании научно обоснованных методов оценки и прогнозирования их состояния при изменениях климата и трансформации природной среды. Сведения по биологии и генетической изменчивости скальных полевок позволяют аргументировано обосновывать проблемы сохранения этой малоизученной реликтовой группы. Полученные последовательности мтДНК *Alticola strelzowi* депонированы в GenBank (JN032744-JN032755).

Положения, выносимые на защиту.

1. В открытых ландшафтах северо-восточной части Внутренней Азии сообщества грызунов состоят из стенотопных, видов со значительной ландшафтно-биотопической приуроченностью и эвритопных широко распространенных видов, занимающих интразональные участки. Смена видового состава грызунов по природно-климатическим градиентам среды происходит согласно экологическому викариату.
2. Ландшафтные видовые группировки скальных полевок в разных участках северо-восточной части Внутренней Азии характеризуются определенной степенью видовой и внутривидовой генетической изменчивости.

Личный вклад в работу. Автор принимала участие в сборе полевого материала из обследованных участков Внутренней Азии в составе экспедиционных отрядов ИСиЭЖ СО РАН. Пробы тканей на генетический анализ собраны самостоятельно. Участие в анализе возрастной структуры и размножения популяций полевок оценивается в 65%. Молекулярно-генетический анализ проведен в лаборатории ИСиЭЖ СО РАН самостоятельно. Интерпретации молекулярно-генетических данных и построение филогенетических деревьев

проведены совместно с к.б.н. Е.П. Симоновым. Общий вклад автора в подготовку и написание диссертационной работы оценивается в 85%.

Степень достоверности и апробация материала. Видовое определение грызунов произведено и подтверждено совместно с д.б.н. Ю.Н. Литвиновым и к.б.н. Т.А. Дупал.

Результаты исследований представлены в виде устных и стендовых докладов на следующих научных международных и российских совещаниях и конференциях: 19th International Symposium «Ecology & Safety» (Bulgaria, 2010); Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012); Международной научной конференции «Млекопитающие северной Евразии: жизнь в северных широтах» (Сургут, 2014); 3-й научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014), Юбилейной научной сессии «70 лет териологических исследований в ИСиЭЖ СО РАН: Итоги и современное состояние», (Новосибирск, 2014), и на межлабораторных семинарах ИСиЭЖ СО РАН.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 11 работ, в том числе 4 статьи в журналах из перечня ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 111 страницах машинописного текста и состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Работа иллюстрирована 14 рисунками и 16 таблицами. Список литературы включает 224 источника, из них 69 на иностранных языках.

Благодарности. Особую благодарность автор выражает научному руководителю - д.б.н. Литвинову Юрию Нарциссовичу, чьи идеи и научные планы послужили основой для этой работы, за внимание, поддержку и ценные советы. Искренне признательна всем сотрудникам лаборатории экологии сообществ позвоночных животных: к.б.н. В.Ю. Ковалевой., к.б.н. Т.А. Дупал., к.б.н. Е.И. Зуйковой., к.б.н. Н.А. Бочкареву за помощь, конструктивные замечания, советы в процессе выполнения работы. Автор благодарен всем коллегам: к.б.н. С.А. Абрамову, Н.В. Лопатиной, к.б.н. Е.П. Симонову, к.б.н. А.А. Банниковой (Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет МГУ), В.С. Лебедеву (Зоологический музей МГУ), которые любезно предоставили часть материала и помогли в обработке данных. Выражаю искреннюю благодарность сотрудникам ИСиЭЖ СО РАН: к.б.н. М.А. Потапову, к.б.н. П.А. Задубровскому, к.б.н. И.В. Задубровской, к.б.н. Г. А. Семенову за помощь на разных этапах работы.

Отдельное большое спасибо моим родителям – Чертилиным Владимиру Сергеевичу и Полине Дмитриевне, а также сестрам, друзьям за безграничное терпение и поддержку.

Исследования финансировались за счет интеграционных грантов СО РАН № 63, 70; грантов РФФИ № 11-04-00141-а, 14-04-00121-а; и гранта МОИН Республики Казахстан (2008-2009 гг.)

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория Внутренней Азии не имеет четко обозначенных границ и в географическом смысле довольно неопределенна. Под Внутренней Азией, территорией, в которую полностью входят районы наших исследований, мы подразумеваем глубинную область обширнейшего субконтинента Центральной Азии, объединяющую внутриконтинентальные территории и составляющую ядро Азии. Именно в таком контексте использовал этот термин В.А. Обручев (1951).

В настоящей работе за основу берется выделенная территория согласно И.А. Бересневой (2006) (рис. 1). Взятая за основу схема границ Внутренней Азии включает территории нескольких азиатских государств. Наши исследования относятся к северо-восточной части Внутренней Азии и проведены на территории Казахстана, России и Монголии.



Рис. 1. Картосхема Внутренней Азии. Условные обозначения: красным – границы Внутренней Азии, принятые в настоящей работе. Точки на карте – районы исследований: 1 – Баянаульский р-он (республика Казахстан); 2 – Ширинская степь (Республика Хакасия); 3 – Юго-Восточный Алтай; 4, 5 – Юго-Западная Тува; 6 – окр. оз. Хубсугул (Северная Монголия); 7 – Тажеранская степь (Прибайкалье).

1.1. Природные условия районов исследования

В главе мы приводим основные характеристики рельефа, климата, почв, растительности открытых ландшафтов Внутренней Азии, где проводили исследования. Очерки приведены по районам отдельно.

1.2. Полевые методы исследования и обработки материала

В работе представлены результаты полевых исследований, проведенных сотрудниками лаборатории Экологии сообществ позвоночных животных СО РАН, при участии автора. Работы проводились с 2008 по 2014 гг на территории Казахского мелкосопочника (Баянаульский р-н, Павлодарской обл, Республика Казахстан); Юго-Восточного Алтая (хребет Сайлюгем; р-н р. Баян-Чаган, Кош-Агачский р-н, Республика Алтай); Западной Тувы (районы рек Каргы и Моген-Бурен); в Тажеранской степи (Прибайкалье); в Ширинской степи (Республика Хакасия). Кроме того, в анализ фауны дополнительно были включены данные отловов, предоставленные сотрудниками лаборатории экологии сообществ позвоночных животных и лаборатории филогении и фауногенеза, полученные в окрестностях оз. Хубсугул (Северная Монголия), и литературные данные (Соколов, Швецов, Литвинов, 1985).

Для изучения грызунов за период исследования было выставлено 154 учетных линий давилок, 175 линий живоловок Геро, Шермана, Щипанова, заложено 70 ловчих канавок. Исследования проводились в течение летнего периода (июль, август). Отработано 1300 ловушко-суток (л-с) и 1867 живоловко-суток (ж-с). Всего отловлено и исследовано более 3000 животных, от которых в том числе взято 700 проб на молекулярно-генетический анализ, из них 41 образец использован в настоящей работе. Определение видовой принадлежности

отловленных животных проводилось по справочникам-определителям (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 2002). Все коллекции грызунов переданы в зоологический музей ИСЭЖ СО РАН.

Добытых животных обрабатывали по стандартным методикам (Ралль, 1947, Новиков, 1953; Тупикова, 1964). При анализе материала использовали комплексный метод определения возраста и физиологического развития зверьков (Тупикова, 1964; Швецов, 1977).

В работе использовались следующие статистические методы: в качестве показателей разнообразия сообществ использовали информационные индексы разнообразия и выравненности Симпсона (D и E) и Шеннона (H и J) (Peet, 1974; Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992); для анализа изменений, происходящих в сообществах грызунов с изменением основных градиентов окружающей среды, использован индекс Коуди (Cody, 1975; Мэггаран, 1992); оценка сходства сообществ грызунов из разных географических районов по структуре доминирования (сходство по долям видов в сообществах) проведена с использованием иерархического кластерного анализа методом невзвешенного попарного арифметического среднего (Ким и др., 1989; Sneath, Sokal, 1973).

Все вычисления выполнены в пакете статистического анализа данных STATISTICA PAST (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

1.3. Генетические методы исследования

Выделение и амплификация ДНК. В качестве образцов для выделения ДНК использовали ткани мышц или печени, фиксированных в 96%-ном этаноле. Выделение проводили при помощи 20% “Chelex” (BioRad). В случае с музейными экземплярами (сухие шкурки) ДНК экстрагировали из когтевых фаланг пальцев по стандартной методике, включающей инкубацию гомогенизированной ткани с протеиназой K и 1% SDS и последующей депротенинизацией фенол-хлороформом (Sambrook et al., 1989). В большинстве случаев фрагмент митохондриального гена цитохрома b длиной около 900 пар нуклеотидов (далее пн) амплифицировали при помощи пары праймеров CBU и USBL (Lebedev et al., 2007). В ситуации с сильно деградированной ДНК из музейных экземпляров использовали три пары праймеров: CBU/H15162ALT (Lebedev et al., 2007), L15128ALT/H15419ALT и L15402ALT/USBL (настоящее исследование). Для получения перекрывающихся фрагментов (примерно по 350 пн) интересующего нас участка. Контроль продуктов ПЦР осуществляли при помощи электрофореза в 1% агарозном геле (BIOZYM). Секвенирование проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3130XL (Applied Biosystems) с применением наборов BigDye (Applied Biosystems) и тех же праймеров, что использовались при амплификации.

Выравнивание нуклеотидных последовательностей. Выравнивание нуклеотидных последовательностей фрагментов гена цитохром b проводили с помощью программы BioEdit v.7.0 (Hall, 1999), их итоговая длина составила 862 пар нуклеотидов (далее пн.) – для последовательностей вида *A. strelzowi*. и 783 пн. – для других последовательностей рода *Alticola*.

Филогенетический анализ. Для реконструкции филогенетических отношений использовали методы ближайшего соседа (NJ), максимального правдоподобия (ML) и максимальной экономии (MP). Выбор моделей, наилучшим образом описывающих эволюцию изучаемых последовательностей и вычисления дендрограмм, осуществляли в программе MEGA 5.05 (Tamura et al., 2011).

Для вычисления сетей гаплотипов использовали метод статистической экономии (SP), реализованный в программе TCS1.21 (Clement, 2000), и метод медианного связывания (MJ) (Bandelt, 1999) в программе Network 4.6.

Анализ генетической изменчивости и дивергенции. Для анализа генетической изменчивости расчеты выполняли с помощью программы DnaSP v. 5.10 (DNA Sequence Polymorphism version 5.10) (Librado, 2009). Дивергенцию между отдельными митохондриальными линиями оценивали через среднее количество нуклеотидных различий между популяциями (используя DnaSP), точный тест на дифференциацию и парные значения F_{st} -статистики, вычисленные в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, 2010).

Тесты на изоляцию расстоянием и эволюционную нейтральность. Для проверки гипотезы об изоляции расстоянием генетические дистанции (р-дистанции) между отдельными особями вычисляли в программе MEGA 5.05. Географические дистанции рассчитывали при помощи программы MapInfo Professional v. 9.5 (Pitney Bowes Software Inc.). Корреляция между матрицами генетических и логарифмически трансформированных географических дистанций была оценена при помощи теста Мэнтела (используя 100000 перестановок) в программе ZT (Bonnet, 2002).

Отклонения от модели нейтрально эволюционирующей, демографически стабильной популяции оценивали при помощи: D – Таджимы (Tajima, 1989), F_u и L_i – D и F (Fu, 1993) и F_u – F_s (Fu, 1997) тестов. Все вычисления вели в программе DnaSP v. 5.10 (Librado, 2009).

1.4. Краткая характеристика используемого материала

В зависимости от поставленных задач, на всех обследованных участках при сезонных и многолетних полевых исследованиях, использовали комплекс различных методов сбора и обработки материала. В результате был собран следующий материал:

Для анализа структуры сообществ грызунов и популяций скальных полевок использованы объединенные за 2-3 сезона по каждому ключевому участку данные по населению горно-степных сообществ грызунов Северного Казахстана (участок Баянаул), Юго-Восточного Алтая (хр. Сайлюгем), Юго-Западной Тувы (участки Моген-Бурен и Каргы), Прибайкалья (Тажеранская степь) и Северной Монголии (участок Хубсугул), полученные на каждом ключевом участке в 1990 и 2006–2013 гг.. Обследованные модельные ключевые участки включали все характерные для данного горно-степного ландшафта биотопы в пропорциях, близких к средним. Из горных районов Алтая, Тувы и Казахстана проанализированы данные отловов 1053 особей 15 видов грызунов. Для сравнения сообществ грызунов открытых пространств мы дополнительно использовали материалы из равнинных зональных и реликтовых лесостепей Сибири (Хакасия и Тажеранская степь в Прибайкалье) и Казахского мелкосопочника, проанализированные ранее (Литвинов, Сенотрусова, Демидович, 2006; Литвинов и др., 2010). В этих работах были использованы 2-3-летние усредненные материалы из каждого ключевого участка. Всего проанализированы данные по 24 видам из 7 ключевых участков, расположенных в лесостепных и степных ландшафтах.

При проведении анализа параметров размножения у специализированного горного вида, имеющего ограниченный ареал, – плоскочерепной полевки и совместно обитающего, широко распространенного вида – узкочерепной полевки. Обоих зверьков отлавливали в теплое время года (с июня по сентябрь) в горных

районах Юга Сибири (Юго-Восточный Алтай, Юго-Западная Тува) и Казахский мелкосопочник (Северном Казахстане). Количество отловленных и проанализированных полевков из разных географических районов *M. gregalis* – 448, *A. strelzowi* – 669 экземпляров.

При изучении изменчивости, внутривидовой структуры и филогеографии плоскочерепной полевки использовали образцы тканей 24 экземпляров, отловленных в 2006-2010 годах в разных районах восточного Казахстана, Юго-Восточного и Центрального Горного Алтая и Западной Тувы. Кроме того, в анализ были включены две последовательности *A. strelzowi* из GenBank, и одна последовательность, предоставленная к.б.н. А.А. Банниковой (МГУ). В качестве внешних групп использованы последовательности хангайской (*A. semicanus*) и гобийской (*A. barakshin*) полевков (номера доступа в GenBank: DQ845192, DQ845193 и DQ845194).

Для выявления генетической структуры и филогеографии 9 видов скальных полевков мы использовали ткани 17 экземпляров, отловленных в разных районах Юго-Западной Тувы, Прибайкалья (острова оз. Байкал). Кроме того, в анализ включены последовательности *A. tuvnicus* из Северной Монголии (окр. оз. Хубсугул).

ГЛАВА 2. ФАУНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ ОТКРЫТЫХ ЛАНДШАФТОВ ВНУТРЕННЕЙ АЗИИ

Горно-степные ландшафты занимают значительную по площади территорию Внутренней Азии и заселены достаточно специфическими фаунистическими группировками грызунов, каждая из которых в зависимости от принадлежности к тому или иному району, имеет свойственную только ей структуру сообщества. Приводятся материалы по наиболее обследованным трем сообществам грызунов, где получены наиболее полные материалы по относительной численности (о. ч.) и структуре доминирования (и. д. в процентах).

2.1. Виды и сообщества грызунов Казахского мелкосопочника

Абсолютный доминант в уловах узкочерепная полевка (61,6%) – характерна для луговых степных участков. Вид, имеющий в данном ландшафте локальный участок ареала, – плоскочерепная полевка (15,9%), которая приурочена к выходам скальных пород. Обычна, но не многочисленна, малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*) (11,5%), которая присутствует и в степях, и в скальных останцах, но наиболее характерна для экотонных между этими ландшафтами биотопов. Редко встречаются мышь-малютка (*Micromys minutus*) (0,2%) и степная мышовка (*Sicista subtilis*) (1,3%). Из тушканчиков обычным видом за период исследований был тушканчик прыгун (*Allactaga sibirica*) (1,2%). В менее характерных и меньших по занимаемой площади лесных и кустарниковых растительных формациях доминирует красная полёвка (*Myodes rutilus*) (7,6%). Остальные виды малочисленны и сильно приурочены к характерным для них станциям (Ержанов, 2001; Литвинов и др., 2012).

2.2. Сообщества грызунов Юго-Восточного Алтая

Наиболее характерные ландшафты, где были проведены исследования, – высокогорные степи на высотах 2400-3000 м над ур.м. Сообщество представлено здесь 4-5 видами (полевки: плоскочерепная – 22,2 %, узкочерепная – 2%, большеухая (*Alticola macrotis*) – 1%, экономка (*Microtus oeconomus*) – 12,5%,

красно-серая (*Myodes rufocanus*) – 0,7%, а также хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) – 0,4%. Плоскочерепная полевка здесь доминирует (Швецов, Литвинов, 1998; Литвинов и др., 2012), ее многочисленные колонии изолированы от поселений других грызунов (Юдин, Галкина, Потапкина, 1979).

2.3. Сообщества грызунов Юго-Западной Тувы

По биотопической приуроченности грызунов, обитающих в западной части Республики Тува выделено три группы видов, чётко различающиеся между собой, с точки зрения освоения ими тех или иных местообитаний, – это обитатели каменистых, открытых и лесных биотопов (Бояркин, 2012).

На участках Моген-Бурен и Каргы. к группе горных грызунов – обитателей каменистых биотопов – можно отнести плоскочерепную и гобийскую полёвок, относительная численность – 6, и. д. – 75%, длиннохвостого хомячка (*Cricetulus longicaudatus*) о. ч. – 2,6, и. д. – 75%. В степных и луговых биотопах отловлены хомячки – длиннохвостый, даурский (*Cricetulus barabensis*) и Кэмпбелла со средней численностью 0,7 – 2,5 зверьков на 100 л-с. В полынных степях и полупустынных биотопах обычен малый тушканчик (*Allactaga sibirica*), 3-5 зверьков на 100 л-с. В заболоченных поймах доминирует полевка экономка с о. ч. – 0,9 зверьков на 100 л-с.

2.4. Сравнительный фауно-экологический анализ сообществ грызунов горно-степных ландшафтов Юга Сибири

В разделе в сравнительном плане анализируются сообщества грызунов горных степей Алтая, Тувы и Казахстана, находящиеся примерно на одной широте (49°-50°с. ш.). Рассматриваемые территории расположены в пределах горно-степного и, частично, лесостепного поясов, в широком диапазоне высот от 600 (Баянаул) до 1200-2500 м над ур. м. (Алтай, Тува), и занимают значительные по площади территории.

Фаунистическое сходство и смену видового состава фаунистических группировок обследованных ключевых участков в пределах Внутренней Азии показывает индекс (мера) смены видового состава Коуди (рис. 2). Ключевые участки с локальными фаунами грызунов расположены в соответствии с их географическим положением. На схеме можно проследить смену видового состава по долготному градиенту с запада на восток (сплошные линии, соединяющие точки на рис.2).

Смена видового состава степных и лесостепных локальных фаун грызунов показывает различия – от типичных зональных лесостепей Северного Казахстана, где присутствуют элементы степной фауны с добавлением лесных и околородных видов, к более восточным лесостепным ландшафтам Хакасии (инд. Коуди – 4,5) и к реликтовым степям Прибайкалья (инд. Коуди – 4), в которых элементы зональных степных фаун Западной и Средней Сибири (степная пеструшка, джунгарский хомячок) заменены викарирующими формами (барабинский хомячок (*Cricetulus barabensis*), ольхонская полевка (*Alticola olchonensis*)) Восточной Сибири (Hon-Tsen, Patton, 1993; Литвинов, Сенотрусова, Демидович, 2006).

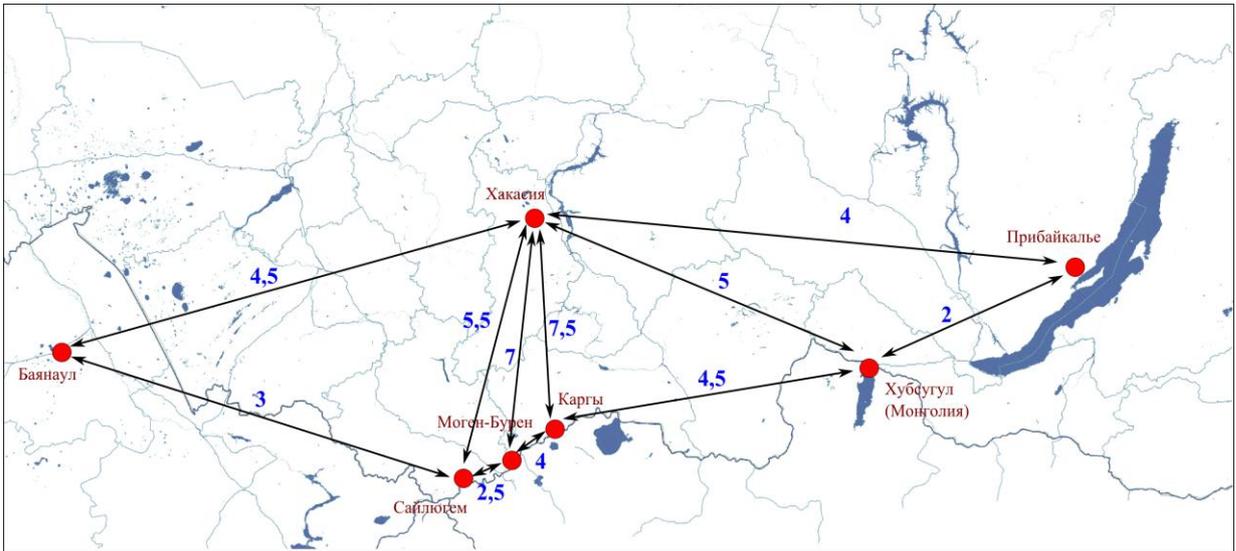


Рис. 2. Различия фаунистического состава сообществ мышевидных грызунов горно-степных районов Внутренней Азии, где проводились исследования (цифры – индекс Коуди)

Фаунистический состав Казахского мелкосопочника и горных степей Алтая, включающих общие характерные для степей и околородных биотопов виды, а также скальных осыпей и останцов (плоскочерепная полевка) различаются не сильно (инд. Коуди – 3). Далее расположены наиболее своеобразные участки с локальными фаунами Тувы. По направлению с востока на запад изменения фауны происходят на фоне общей ксерофитизации территории, сопровождаясь уменьшением количества лесных и околородных видов и добавлением элементов центральноазиатской степной фауны. Находящиеся примерно на одной долготе, но различные по широте фаунистические составы горных степей Алтая и Тувы значительно отличаются от фауны Хакасии (инд. Коуди – 5,5-7,5). Это можно объяснить присутствием в Тувинских степях элементов Монгольской фауны. Сходство фауны северной Монголии с Тажеранскими степями Прибайкалья объясняется близостью и сходством ландшафтов Прибайкалья и Прихубсугуля.

Сходство разных степных и лесостепных сообществ грызунов демонстрирует дендрограмма, построенная на основе данных о доли видов в каждом сообществе (рис.3). Сообщества зональных лесостепей Хакасии выделяется за счет значительного числа видов в сообществе, а также их равномерного распределения (структура доминирования). Среди высокогорных сообществ выделяется отдельный кластер, включающий в себя горные сообщества грызунов Юго-Восточного Алтая (хр. Сайлюгем) и два сообщества наиболее сухих и территориально близких к нему ключевых участков Юго-Западной Тувы (Моген-Бурен и Каргы).

Наиболее сходны по структуре доминирования сообщества Прибайкалья и Северного Казахстана, что объясняется значительным преобладанием в сообществах одних видов и низким долевым участием остальных. Сообщество грызунов северной Монголии имеет самую отличительную структуру доминирования.

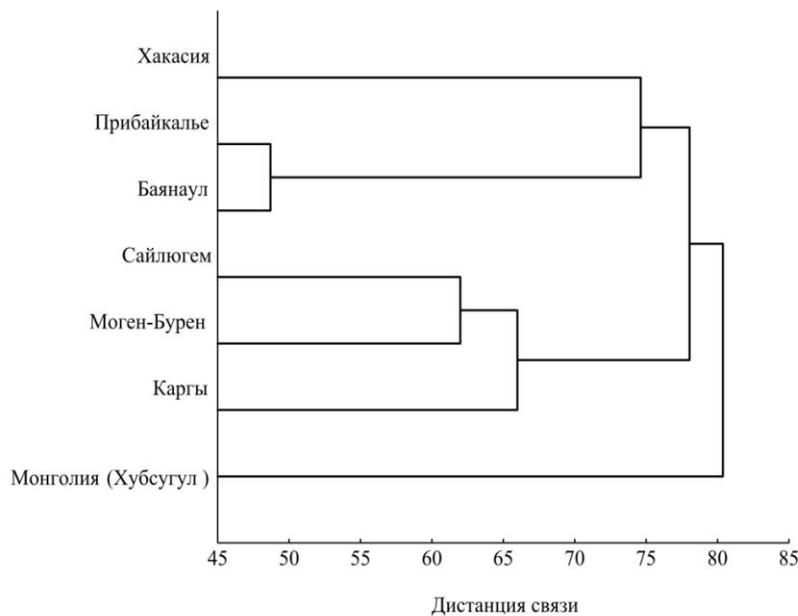


Рис. 3. Сходство степных и лесостепных сообществ грызунов на основе данных о структуре доминирования

В работе проведен анализ информационных индексов разнообразия (Одум, 1986; Мэгарран, 1992; Lewicki, Hill, Czyzewska, 1992 a; Lewicki, Weiss, Lewin, 1992 b), используемых для описания численных соотношений разных видов грызунов.

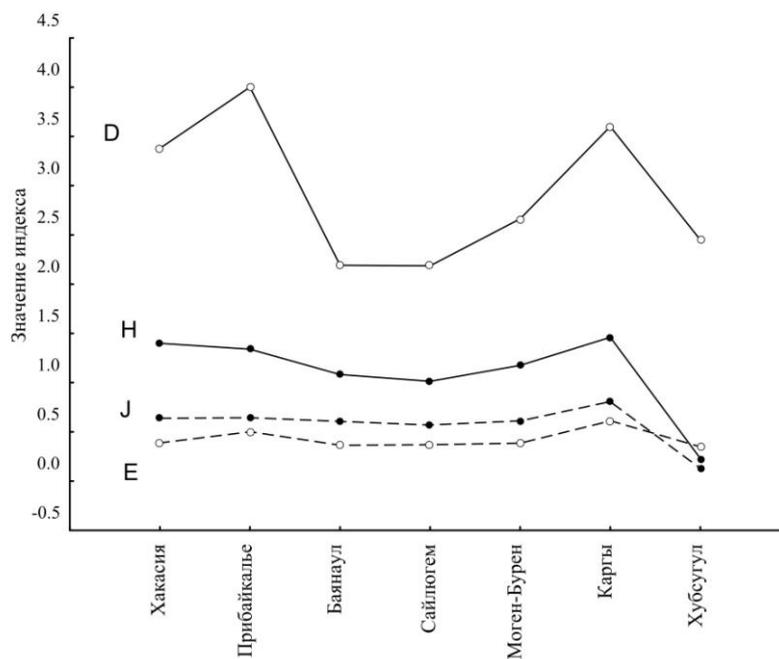


Рис. 4. Значения четырех индексов разнообразия и выравненности Шеннона и Симпсона, соответствующие разным лесостепным и степным сообществам грызунов.

D – индекс разнообразия Симпсона

H – индекс разнообразия Шеннона

J – индекс равномерности распределения Шеннона

E – индекс равномерности распределения Симпсона

Анализ информационных индексов позволяет выявлять различия между местообитаниями разных сообществ и косвенно определять факторы, оказывающие

влияние на эти различия (Литвинов, 2004), а также служит важным показателем различий между сообществами (Taylor, 1978; Мэггаран, 1992).

Высокая численность скальных полевок (плоскочерепной и гобийской) и хомячков (Кэмпбелла, барабинского, длиннохвостого), характерная для участка Каргы в Юго-Западной Туве, дает более высокие показатели всех четырех рассчитанных индексов (рис. 4).

Сообщества равнинных лесостепей, как правило, плохо выравнены, но имеют высокие значения индексов разнообразия H и D (рис.4) за счет сравнительно богатого видового состава и значительного количества как доминантов, так и редких видов. Сообщества грызунов Казахского мелкосопочника отличаются хорошей выравненностью (индексы E и J) (рис.4).

Другие высокогорные сообщества характеризуются или низкими значениями всех индексов (хр. Сайлюгем, рис.4), или очень малыми значениями разнообразия, что связано или с бедным видовым составом, выявленным на участке (3 вида), или с очень плохой выравненностью (участок Моген-Бурен) В целом, графики, отражающие значения всех четырех информационных показателей сообществ грызунов горных степей Алтая и Тувы, свидетельствуют о суровых погодноклиматических условиях, которые определяют видовое разнообразие животных. Видовой состав грызунов исследованных районов беден. Показатели видового разнообразия и выравненности участков в основном отличаются низкими значениями.

2.5. Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии

В разделе описываются условия обитания и численность полевок большеухой, плоскочерепной, хангайской, гобийской, тувинской – в обследованных районах, дается характеристика численных показателей совместно обитающих с вышеперечисленными видами грызунов. Приводятся материалы по структуре ареала ольхонской полевки в Прибайкалье.

ГЛАВА 3. СРАВНЕНИЕ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОЛЕВОК ГОР ЮГА СИБИРИ И СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

В зависимости от среды обитания, принадлежности к горным, высокоширотным или равнинным ландшафтам, природные популяции грызунов могут характеризоваться различными экологическими стратегиями (существенно разными параметрами роста, развития и размножения).

Различия в экологических стратегиях у стенотопов и широко распространенных видов объясняется теорией r и K стратегий, характеризующей животных с разными обобщенными мерами выживаемости и плодовитости, определяющими относительный вклад организма в будущие поколения (MacArthur, 1967).

По нашим материалам, в популяции узкочерепной полевки взрослые размножающиеся особи преобладают в начале и середине лета (июнь, июль) (рис.5). Пик летнего размножения, связанный с вступлением в размножение сеголетков, обусловил увеличение доли молодых особей 2-ой возрастной группы в популяции в августе – сентябре (рис.5, а). За лето самки узкочерепной полевки приносят до 4-5 выводков (Млекопитающие Казахстана, 1978.). В сентябре размножение у данного вида практически прекращается. Зимовавшие животные и

взрослые сеголетки к сентябрю фактически исчезают, и популяция, состоящая на 96% из не размножающихся сеголетков, уходит в зиму.

У плоскочерепной полевки взрослые особи также составляют значительную часть популяции в начале лета. Их доля, постоянно увеличиваясь, достигает максимума к сентябрю (рис.5, б). Самки приносят не более двух приплодов за сезон. В отличие от узкочерепной полевки, молодые особи плоскочерепной полевки в год рождения участия в размножении не принимают (Млекопитающие Казахстана, 1978), что подтверждается и собственными многолетними наблюдениями автора.

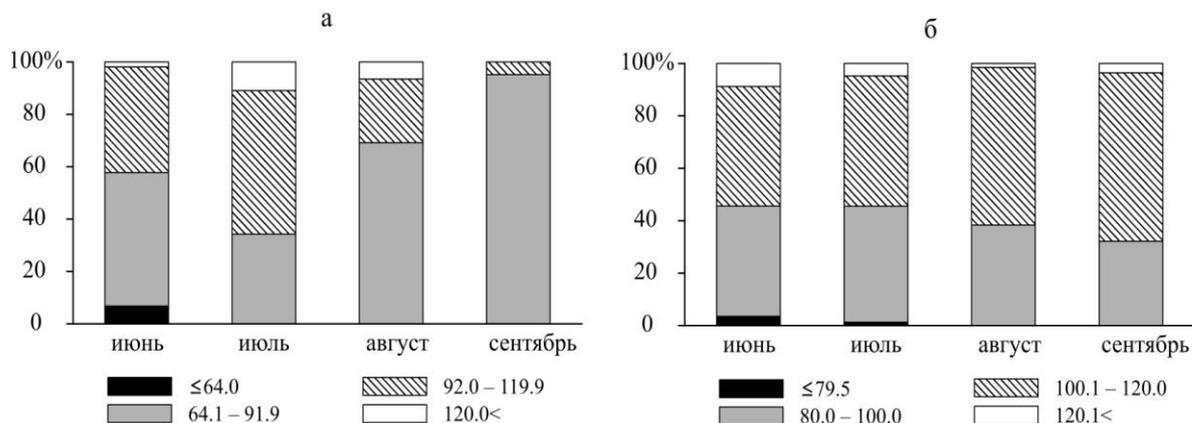


Рис. 5. Соотношение численности размерно-возрастных групп (показаны штриховкой) полевок *M. gregalis* (а) и *A. strelzowi* (б) в разные месяцы. Границы размерных классов указаны в мм.

Анализ индивидуальной плодовитости показал, что у самок узкочерепной полевки плодовитость зависит от веса тела ($R^2=0.07$, $F(1.87)=6.7$, $P=0,01$), т.е. более взрослые самки с большим весом характеризуются в среднем и большей плодовитостью. У плоскочерепной полевки зависимости между плодовитостью и размерами самок не обнаружено, что, по-видимому, связано с их длительным периодом созревания и поздним вступлением в размножение.

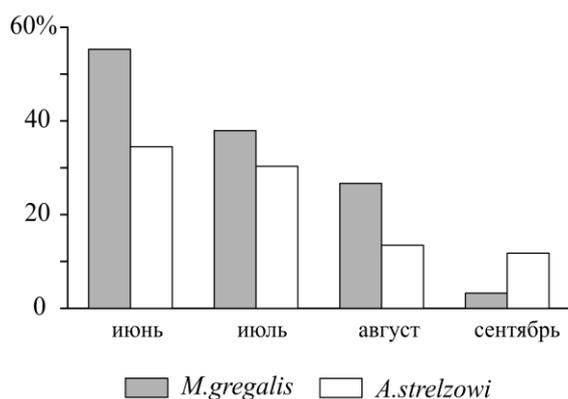


Рис. 6. Доля самок, принимавших участие в размножении в разные месяцы.

О более интенсивном размножении в летние месяцы в популяции узкочерепной полевки свидетельствует большая доля самок, имеющих эмбрионы или темные пятна (рис.6). Большая доля размножающихся самок в популяции (как зимовавших, так и сеголетков) уменьшается к концу лета и в сентябре становится минимальной. В популяции плоскочерепной полевки летнее размножение проходит более равномерно и продолжается в августе – сентябре.

Увеличение численности популяции плоскочерепной полевки, как и у других видов скальных полевок (Цветкова, 2003), зависит от уровня весенней плотности и выживаемости молодняка.

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СКАЛЬНЫХ ПОЛЕВОК

4.1. Внутривидовая изменчивость плоскочерепной полевки по данным об изменчивости гена *cytochrom b*

Среди 27 исследованных последовательностей участка гена цитохрома *b* длиной 862 пн обнаружено 15 гаплотипов. Выявлены 33 вариабельные позиции (3,83% от общей длины фрагмента), на каждую из которых приходится по одной мутации. Среди них 28 синонимичных и 5 несинонимичных замен. Средняя величина генетических дистанций (TN) в выборке оставляет $0,57 \pm 0,116\%$.

4.2. Внутривидовая структура популяций плоскочерепной полевки по данным об изменчивости гена *cytochrom b*

Мы приводим дендрограмму, построенную по методу ML (*maximum likelihood*) (рис. 7). Все гаплотипы вместе образуют хорошо поддерживаемую группу (99%), что свидетельствует о монофилии таксона. Внутри вида гаплотипы подразделяются на две сестринских группы, в соответствии с подвидовой принадлежностью, хотя статистические поддержки каждого из кластеров менее 50%. Группа, образуемая подвидом *A. s. strelzowi* (гаплогруппа I), менее дифференцирована по сравнению с подвидом *A. s. desertorum*, состоящего из двух обособленных линий. Первую линию (гаплогруппа II, поддержка 48-53%) образуют полевки из Казахского мелкосопочника, вторая линия (гаплогруппа III, поддержка 59-64%) представлена экземплярами с территории Калбинского и Монгольского Алтая. Тест на изоляцию расстоянием внутри всего ареала вида показывает значимую корреляцию средней силы между генетическими и географическими дистанциями (тест Мэнтелла: $r = 0,485$, $p < 0,0001$).

Таким образом, полученная сеть подразделяется на три четко разделенных митохондриальных линии, описанных выше. Гаплотип Ia кажется наиболее близким к предковому состоянию, давшему начало всем трём линиям. Кроме того, гаплотип Ia, вероятно, является наиболее близким по отношению ко всем остальным гаплотипам номинативного подвида (гаплогруппа I).

В настоящей работе впервые исследована внутривидовая генетическая изменчивость плоскочерепной полевки (*A. strelzowi*). Вид в целом отличается невысокий уровень генетической дифференциации и генетического полиморфизма. Количество вариабельных сайтов относительно общей длины фрагмента гораздо ниже, чем у других видов мелких грызунов. Например, в последовательности цитохрома *b* у рыжей полевки (*Myodes glareolus*) полиморфные позиции составляют 13,8% (Абрамсон, 2009), 14% у красно-серой полевки (Петрова, 2007) и 13% у полевки-экономки (Brunhoff, 2003) в сравнении с 3,83% у плоскочерепной полевки.

Наблюдаемый уровень разнообразия нуклеотидов ($\pi = 0,57\%$) в изученном участке цитохрома *b* ниже, чем у полевки-экономки – 2,82% (Brunhoff, 2003), и сравним с таковым у красно-серой полевки – 0,9% (Петрова, 2007).

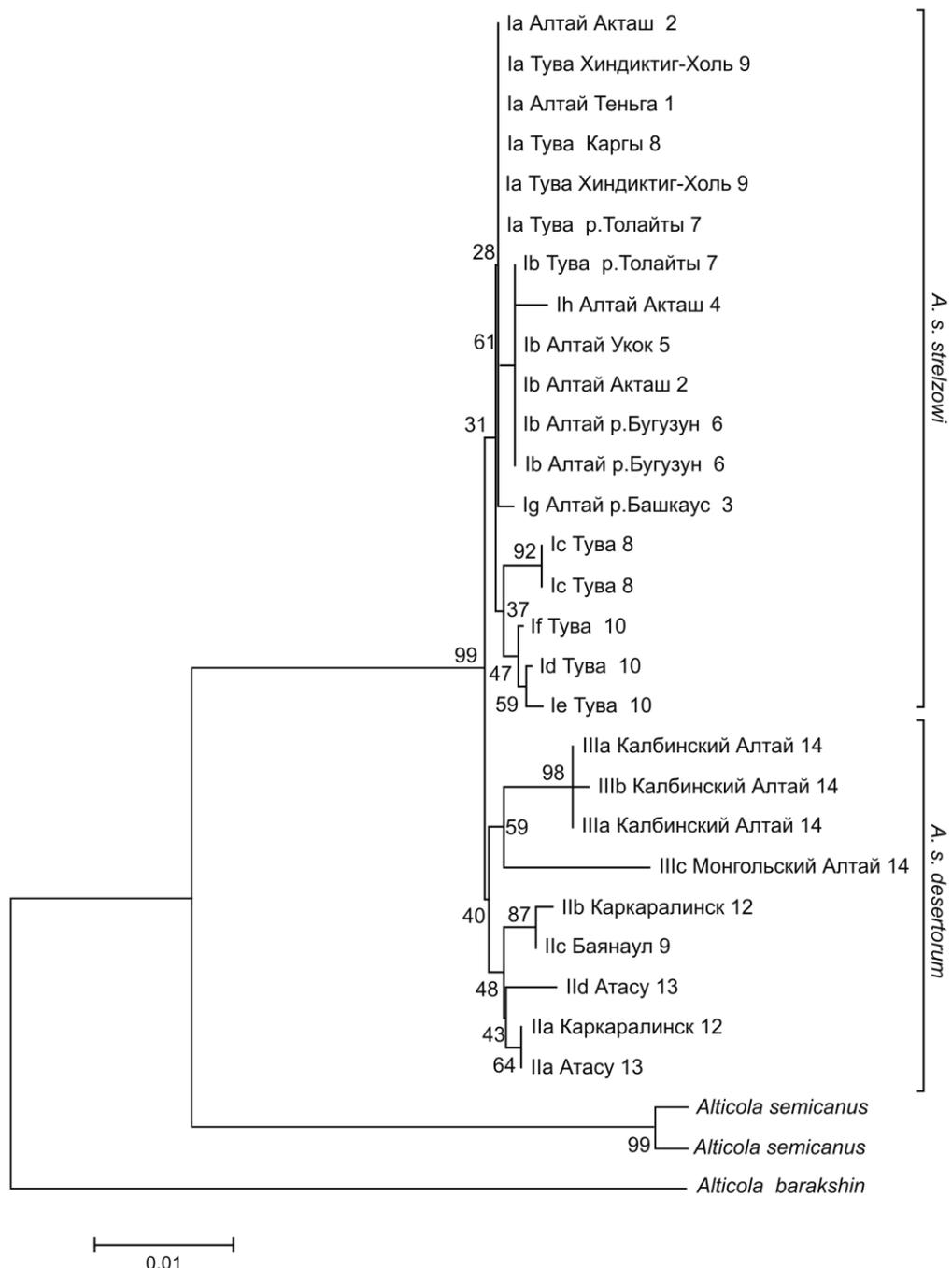


Рис. 7. Дендрограмма филогенетических отношений между 27 неполными последовательностями гена цитохрома b (862 п.н.) *A. strelzowi*, построенная по методу ML с использованием модели НКУ (Hasegawa, Kishino, Yano). В качестве внешних групп использованы *A. semicanus* и *A. barakshin*. Показаны все бутстреп значения. Римские цифры (I, II, III) означают гаплогруппу, следующая за ними буква – отдельные гаплотипы внутри группы, далее указаны места сбора и их номера.

Данный уровень π может свидетельствовать о небольшом размере предковой популяции во время последнего оледенения, но следует учитывать, что наша общая выборка сильно сдвинута в сторону территории Алтая. Разделение филодендрограммы на два кластера соответствует существующим на сегодняшний день представлениям о внутривидовой таксономии плоскочерепной полевки (Поздняков, 2004; Лопатина, 2011). Однако разделение *A. s. desertorum* на две четко

обособленных митохондриальных линии оказалось несколько неожиданным, учитывая морфологическую однородность этого подвида (наши данные).

Все три гаплогруппы плоскочерепной полевки строго ассоциированы с географическими регионами (рис. 8), поток генов между которыми, согласно высоким значениям *F_{st}*, крайне ограничен. Статистически достоверная изоляция расстоянием говорит о пребывании данных географических популяций в равновесном состоянии между миграцией и дрейфом (Hutchinson, 1898).

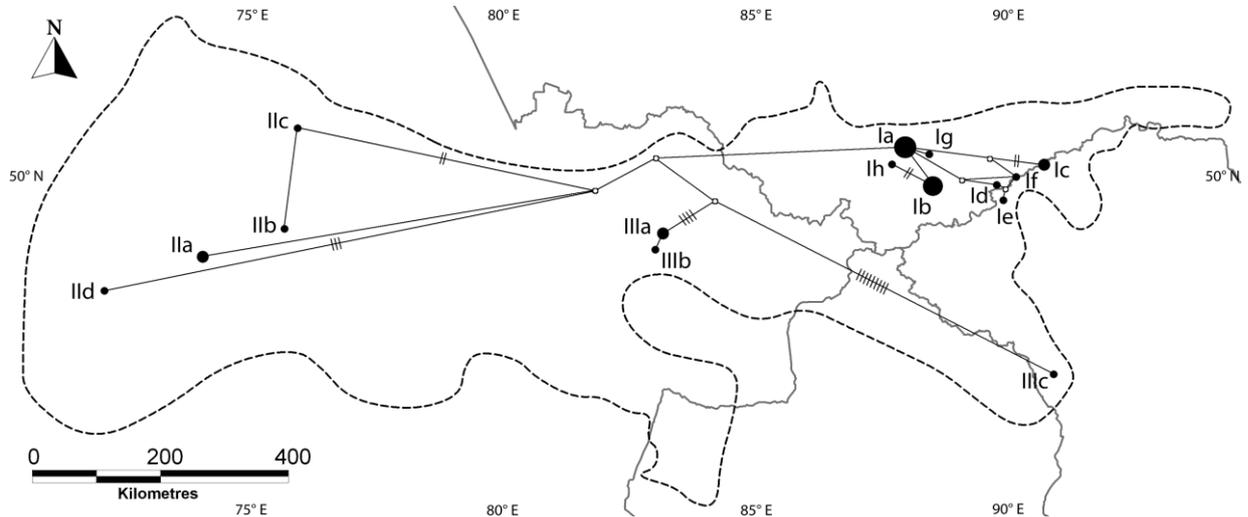


Рис.8. Сеть 15 гаплотипов *A. strelzowi* построенная методом MJ (*Neighbor Joining method*) и соотнесенная с картой-схемой ареала вида. Закрашенные точки – отдельные гаплотипы, размер точки соответствует относительной частоте гаплотипа. Незакрашенные точки – «потерянные» узловые гаплотипы. Каждая линия, соединяющая гаплотипы, означает одну нуклеотидную замену, кроме случаев присутствия на них поперечных меток, тогда одна метка равна одной замене.

Предварительный анализ филогеографии вида позволяет предположить, что его распространение во время последнего ледникового максимума ограничивалось Западным Алтаем, откуда затем произошло расселение на Юго-Восток (Калбинский Алтай, Монгольский Алтай), Юго-Запад (Казахский мелкосопочник) и, в последнюю очередь, в Центральный Алтай. Обитание *A. strelzowi* на территории Северо-Западного Алтая во время средне- и позднеплейстоценовых оледенений подтверждается находками из ряда пещер, где этот вид был одним из самых массовых среди грызунов (Дупал, 2004; Дупал, 2010), но сейчас на данной территории не встречается.

4.3. Генетическое разнообразие и дифференциация скальных полевок

На основе изменчивости фрагмента гена цитохром b (длиной 783 пн) было получено филогенетическое дерево, отражающее взаимоотношения девяти видов рода *Alticola*. Согласно полученной реконструкции, род разбивается на две большие группы, первая из которых включает *A. semicanus*, *A. tuvinicus*, *A. olchonensis*, *A. strelzowi* и *A. barakschin*, а вторая состоит из *A. lemminus*, *A. montosa*, *A. argentatus* и *A. albicaudus*. При этом первая группа имеет бутстреп поддержку средней силы (75%), а вторая группа статистически не поддерживается. Монофилия всего рода имеет высокую статистическую поддержку (100%). Внутри первой группы выделяются две клады, одна из которых представлена одним видом – *A. barakschin*, а другие виды образуют отдельную кладу со 100% поддержкой, группировка внутри которой

соответствует видам, выделяемым на основе морфологических признаков. Во второй группе *A. montosa*, *A. argentatus* и *A. albicaudus* группируются вместе (поддержка 86%), тогда как *A. lemminus* кластеризуется отдельно, но его положение как сестринского таксона к вышеупомянутым видам не поддерживается статистически.

Полученные результаты согласуются с таковыми у В.А. Kohli (Kohli et al., 2014) и отчасти с работой V.S. Lebedeva (Lebedev et al., 2007), хотя в последней было включено существенно меньшее количество видов рода *Alticola*. Данные дополняют результаты В.А. Kohli (Kohli et al., 2014), за счет включения в анализ *A. tuvunicus* и *A. olchonensis*. Таким образом, в результате предварительного анализа показано, что ольхонская полевка действительно представляет собой валидный вид обособленный не только в морфологическом, но и в филогенетическом плане. При этом *A. semicanus*, *A. tuvunicus* и *A. olchonensis* составляют единую группу близкородственных видов, сестринскую к ерепной полевке *A. strelzowi*. Также наши данные подтверждают результаты предыдущих исследований о неправомерности выделения плоскочерепной полевки в отдельный род или подрод *Platycranius* (Lebedev et al., 2007).

Предварительный анализ изменчивости мтДНК позволил выявить существенную внутривидовую дифференциацию внутри вида *A. barakschin*. Обнаружено, что особи с территории республики Тува значительно отличаются от таковых из Центральной и Восточной Монголии. Генетические дистанции по цитохрому b соответствуют уровню подвидов и составляют от 1,8 до 2,1%.

ВЫВОДЫ.

1. Фауна грызунов открытых ландшафтов северной части Внутренней Азии сформирована стенотопными адаптированными к высокогорно-степным условиям формами (скальные полевки, хомячки), а также проникающими в степные и горные районы, имеющими широкий ареал, эвритопными таксономическими группами (мыши, мышовки, лесные и серые полевки).

2. Наиболее сходны по структуре доминирования сообщества грызунов Юго-Восточного Алтая, Западной Тувы, а также монодоминантные сообщества Прибайкалья и Северного Казахстана. Горные сообщества отличаются от равнинных по информационным характеристикам разнообразия, их бóльшая часть имеет нарушенную структуру доминирования, низкие показатели разнообразия и выравненности, что свидетельствует о низкой степени их устойчивости.

3. Два вида полевок, совместно обитающие в горно-степных районах Юга Сибири и Северного Казахстана – узкочерепная и плоскочерепная – имеют разные стратегии размножения. В популяциях узкочерепной полевки отмечена высокая плодовитость, раннее начало размножения и его прекращение к осени, доля размножающихся особей преобладает в начале и середине лета (г – стратегия). Плоскочерепные полевки отличаются более длительным периодом роста и созревания, удлинённым сроком размножения, хорошей выживаемостью и, как результат, более высокой жизнеспособностью потомков (К – стратегия).

4. Анализ молекулярно-генетической изменчивости разных популяций плоскочерепной полевки показывает дифференциацию на три митохондриальные линии. Низкая генетическая изменчивость на уровне всего вида свидетельствует о расселении из рефугиума, располагавшегося в Западном Алтае.

5. Данные, полученные при анализе молекулярно-генетической изменчивости отдельных видов скальных полевок, согласуются с результатами

предыдущих исследований, с уточнениями, и позволяют выдвинуть гипотезу о видовой самостоятельности *Alticola olchonensis*, а также выявить существенную внутривидовую дифференциацию внутри вида *Alticola barakschin*.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:

1. **Чертилина, О.В.** Генетическое разнообразие плоскочерепной полевки (*Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899)) по данным об изменчивости гена цитохрома b / О.В. Чертилина, Е.П. Симонов, Н.В. Лопатина, Ю.Н. Литвинов // Генетика. – 2012. – Т. 48. – № 3. – С. 352 – 360.
2. Литвинов, Ю.Н. Сообщества грызунов горно-степных ландшафтов Юга Сибири (фауно-экологический анализ) / Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина, **О.В. Чертилина** // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – № 1. – С. 99 – 105.
3. Литвинов, Ю.Н. Адаптивные стратегии размножения полевок открытых пространств в горах Юга Сибири и Северного Казахстана / Ю.Н. Литвинов, **О.В. Чертилина**, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина // Известия Иркутского гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». – 2013. – Т. 6. – № 2. – С. 74 – 78.
4. Литвинов, Ю.Н. Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии / Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина, **О.В. Чертилина** // Вестник Тверского гос. ун-та. Серия «Биология и Экология». – 2014. – № 4. – С. 123 – 132.

В других изданиях:

5. **Chertilina, Olga W.** Ecological survey of the territory of planned landscape park in Tomsk region, Western Siberia, Russia / O.W. Chertilina // Journal of International Scientific Publications: Ecology & Safety. Published by Info Invest, Bulgaria. – 2010. – V. 4. – 132 pp. – Режим доступа: ISSN 1313–2563. Published at: <http://www.science-journals.eu>.
6. Литвинов, Ю.Н. Широтное изменение фауны грызунов горно-степных ландшафтов Северной и Центральной Азии / Ю.Н. Литвинов, Н.В. Лопатина, **О.В. Чертилина** // Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН) «Териофауна России и сопредельных территорий». – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 280.
7. **Чертилина, О.В.** Опыт изучения молекулярно-генетической изменчивости плоскочерепной полевки *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899) в пределах ареала / **О.В. Чертилина**, Е.П. Симонов // Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы современной териологии». Россия, Новосибирск, 18-22 сентября. – 2012. – С. 82.
8. **Чертилина О.В.** Генетическая изменчивость плоскочерепной полевки *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899) по данным митохондриальной ДНК / **О.В. Чертилина**, Е.П. Симонов // Материалы II Всероссийской с Международным участием школы-конференции молодых ученых «Биология будущего: традиции и новации». Россия, Екатеринбург, 1-5 октября. – 2012. – С. 168.
9. Литвинов, Ю.Н. Эколого-эволюционные аспекты изучения изменчивости в популяциях грызунов горных территорий / Ю.Н. Литвинов, А.Г. Васильев, В.Ю. Ковалева, С.А. Абрамов, **О.В. Чертилина** // Материалы III Международной конференции «Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и

сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее». Россия, Горно-Алтайск, 1-5 октября. – 2013. – С. 89 – 91.

10. Литвинов, Ю.Н. Различия в стратегиях размножения симпатричных видов полевок открытых пространств гор Центральной и Северной Азии / Ю.Н. Литвинов, **О.В. Чергилина**, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина // Материалы международной научной конференции «Млекопитающие северной Евразии: жизнь в северных широтах». Россия, Сургут, 6-10 апреля. – 2014. – С. 97 – 98.

11. Литвинов, Ю.Н. Адаптационная стратегия размножения у стенотопных видов полевок в условиях высоких широт и горных районов Сибири / Ю.Н. Литвинов, **О.В. Чергилина**, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина // Материалы III научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих». Россия, Научный центр РАН г. Черноголовка, 14-18 апреля. – 2014. – С. 69.