

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В НАДВИДОВОМ КОМПЛЕКСЕ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ (*MERIONES MERIDIANUS*) В ДЖУНГАРИИ И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

О.Г. Нанова¹, В.С. Лебедев¹, В.А. Матросова², Г.И. Шенброт³

¹ Зоологический музей МГУ имени М.В.Ломоносова, Москва

² Институт молекулярной биологии имени В. А. Энгельгардта РАН, Москва

³ Mitrani Department of Desert Ecology, Jacob Blaustein Institutes for Desert Research, Ben-Gurion University of the Negev, Midreshet Ben-Gurion
nanova@mail.ru

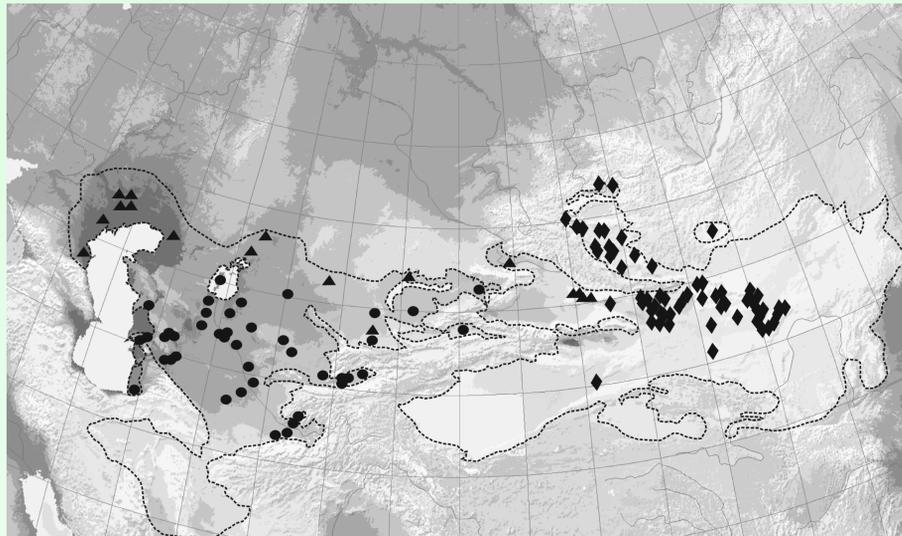


Рисунок 1. Распространение и морфологическое определение по черепу (по Nanova, 2014) групп комплекса полуденной песчанки. Пунктирная линия - ареал комплекса. Значки показывают локалитеты поимки зверей, чьи черепа были проанализированы (665 экземпляров, 112 локалитетов): треугольник - группа *meridianus*, круг - группа *penicilliger*, ромб - группа *psammophilus*.

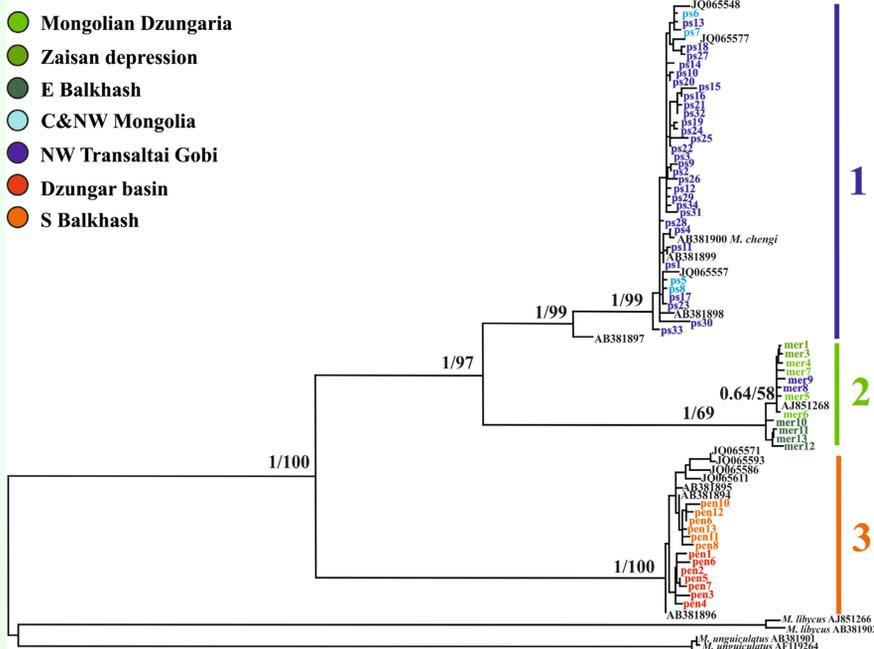


Рисунок 2. Дерево Maximum likelihood (ML), построенное по *cytb* (1140 bp). В анализ включено 104 экземпляра (84 - наши данные, 20 - Генбанк).

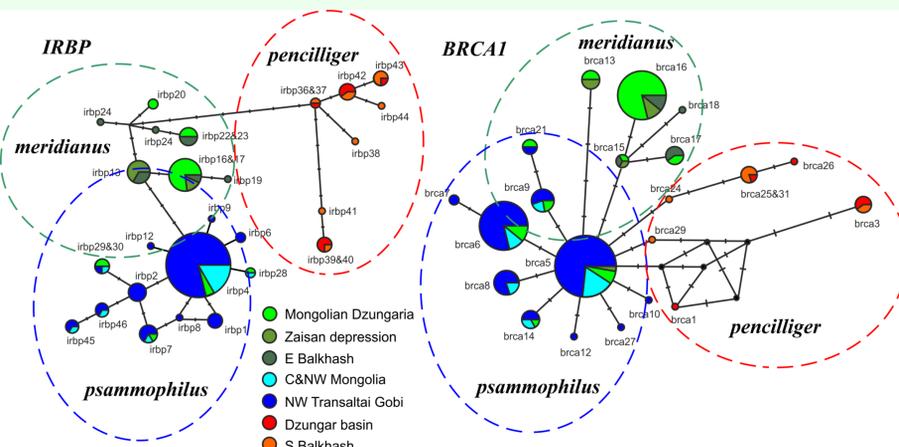


Рисунок 4. Median-joining networks для IRBP (954 bp, 78 экз.) и BRCA1 (951 bp, 79 экз.), наши данные.

Материал и методы

- Исследованы 86 экз. из 32 локалитетов, пойманные в 2003-2016 гг. Использованные гены: *cytb* (1140 bp), IRBP (954 bp), BRCA1 (951 bp). Использовали также материал из Генбанка (Ito et al., 2010; Wang et al., 2013).
- Для реконструкции деревьев по *cytb* использовали следующие методы: maximum likelihood (ML), Bayesian tree reconstruction, Neighbor-joining (NJ) tree. Программы Treefinder, MrBayes 3.2.
- Для анализа изменчивости ядерных генов были использованы median-joining networks. Программа Network 5.0.
- Времена дивергенции между группами *meridianus*, *psammophilus*, *penicilliger* были оценены с использованием программы *BEAST v. 1.82 (Heled & Drummond, 2010).
- Исследована демография популяций *meridianus*, *psammophilus*, *penicilliger*. Для тестирования гипотезы о стабильности популяций использовали F_s статистику (Fu, 1997) и Tajima's D test (Tajima, 1989), рассчитанные в Arlequin 3.5. Демографическая история популяций исследована с помощью анализа mismatch distribution (Rogers & Harpending, 1992) с использованием программы Arlequin. Также проанализированы skyline plots для трех исследуемых филогрупп в программе BEAST.
- Данные по генетической изменчивости полуденных песчанок в Джунгарии и на прилегающих территориях сопоставили с данными по их краниологической изменчивости. Для этой цели использовали 45 черепов с соответствующими им генетическими пробами. Для исследования краниологической изменчивости генотипированных экземпляров привлечены ранее собранные данные (665 экз. со всего ареала комплекса) и использован ранее опробованный комплекс методов (Nanova, 2014). Основной особенностью этого комплекса методов является использование пакета *mlust*. *mlust* позволяет подбирать модель, оптимально описывающую данные определенным числом кластеров (не используя информацию о географическом происхождении экземпляра) на определенном числе переменных (осей), и определять экземплярный состав кластеров. В качестве критерия оптимальности модели использовали модифицированный (Лебедев, Лисовский, 2008) Байесов информационный критерий (BIC). Состав кластеров исследовали по матрице апостериорных вероятностей (PP) принадлежности экземпляров к тому или иному кластеру.

Работа выполнена при поддержке РФФИ грант 18-04-00400 -а.

Введение: Полуденная песчанка *Meriones meridianus* - широкоареальный надвидовой комплекс, населяющий большую часть аридной зоны Евразии (Рис. 1). По современным данным этот комплекс включает три группы - *meridianus*, *psammophilus*, *penicilliger* - таксономический статус которых обсуждается до сих пор.

Цель работы: 1) выявить закономерности распространения трех филогенетических линий надвидового комплекса полуденной песчанки в зоне их потенциального контакта - Джунгарии и на прилегающих территориях; 2) проверить предложенную ранее гипотезу (Wang et al., 2013) о ключевой роли поднятия хребтов Тянь-Шаня в формировании выявленных филогенетических линий полуденной песчанки.

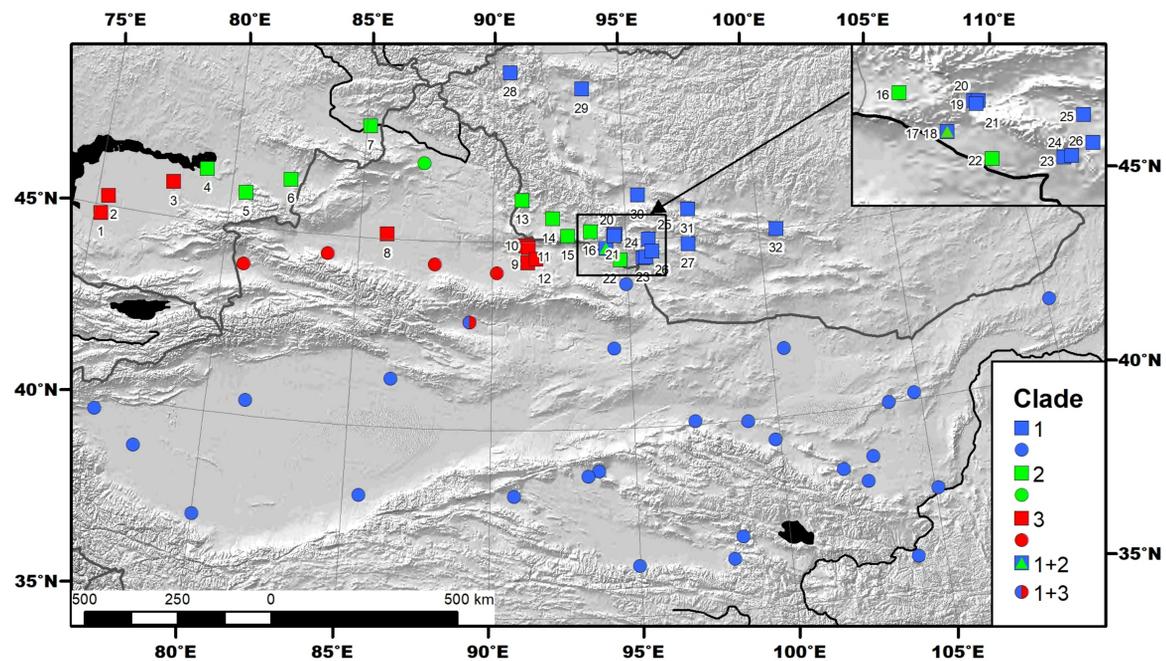


Рисунок 3. Географическое распределение филогрупп в надвидовом комплексе полуденной песчанки, выделенных по *cytb*, в Джунгарии и на прилегающих территориях. Квадрат - наши данные, круг - данные из Генбанка. Синий цвет - клада 1 (*psammophilus*), зеленый цвет - клада 2 (*meridianus*), красный цвет - клада 3 (*penicilliger*). Зеленый треугольник в синем квадрате - гаплотипы клад 1 и 2 найдены в одном локалитете (северо-запад Залтайской Гоби, наши данные). Красно-синий круг - гаплотипы клад 1 и 3 найдены в одном локалитете (данные Wang et al., 2013).

Результаты

1. Разные методы реконструкции молекулярных деревьев дали одинаковый результат. В надвидовом комплексе полуденной песчанки на исследованной территории выделяются три филогенетические линии (Рис. 2, 3). Восточная ветвь (номер 1 на Рис. 2) соответствует группе *psammophilus* (Гептнер, 1968; Nanova, 2014), северо-западная линия (номер 2) - группе *meridianus*, юго-западная линия (номер 3) - группе *penicilliger*.

2. Согласно ядерным генам (Рис. 4), клада *penicilliger* не имеет общих аллелей с двумя другими кладами исследуемого комплекса. У клад *psammophilus* и *meridianus* есть небольшая доля общих аллелей, обнаруженных у особей только в Монгольской Джунгарии.

3. К2Р дистанции между группами следующие: *psammophilus* и *penicilliger* - 10.5%; *psammophilus* и *meridianus* - 8.1%; *meridianus* и *penicilliger* - 11.8%.

4. Клада *penicilliger* отделилась от общего предка первой около **800 тысяч лет** назад. Время дивергенции клад *psammophilus* и *meridianus* составляет около **500 тысяч лет**.

5. Генетическая и морфологическая изменчивость соответствуют друг другу. Для 41 из 45 экземпляров определение принадлежности к одной из трех групп по морфологическим и генетическим данным совпадают.

6. Результаты демографического анализа показывают достоверный рост популяций всех трех групп на исследуемой территории. Для групп *psammophilus* (в Залтайской Гоби) и *penicilliger* (в Джунгарии) время экспансии 15-20 тыс. лет назад, а для группы *meridianus* (в Джунгарии) - всего 4 тыс. лет назад.

Выводы

- Показано наличие трех групп в надвидовом комплексе полуденной песчанки, уровень генетической изменчивости и время дивергенции которых соответствуют видовому уровню. Они хорошо различимы по морфологии черепа. Полученные нами новые данные подтверждают высказанное ранее предположение (Гептнер, 1968; Ito et al., 2010; Nanova, 2014), что этим трем группам может быть присвоен видовой статус - *M. psammophilus* Milne-Edwards, 1871; *M. meridianus* Pallas, 1773; and *M. penicilliger* Heptner, 1933.
- Название *M. chengi* является младшим синонимом *M. psammophilus*.
- На территории Джунгарии есть зоны контакта между группами, где может идти (либо шла ранее) не интенсивная гибридизация. Нами обнаружено, что между *M. psammophilus* и *M. meridianus* гибридизация происходила в крайне субоптимальных условиях (каменистая экстрааридная пустыня) при условии малочисленности одной из популяций. Этот вопрос требует дальнейшего исследования.
- Наши данные не подтверждают гипотезу Wang et al., 2013 о ключевой роли Тянь-Шаня в формировании трех видов исследуемого комплекса. Основную роль в их формировании сыграла сложная динамика гляциальных и интергляциальных периодов, создававшая рефугиумы для формирования исследуемых групп, а затем - видов.
- На территории России обитают два вида из комплекса полуденной песчанки. Вид *M. meridianus* встречается в северном Прикаспии. В России есть два подвида этого вида, разделенных рекой Волга - *M. m. nogaiorum* Heptner, 1927 и *M. m. meridianus* Pallas, 1773 (Nanova, 2014). Вид *M. psammophilus* на территории России встречается в Туве, подвиды у него не выделены.