

УДК 575.591.599:9

АРЕАЛ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ УГЛОЗУБА ШРЕНКА (*SALAMANDRELLA SCHRENCKII*, AMPHIBIA, CAUDATA, HYNOBIDAE)

© 2009 г. Д. И. Берман¹, М. В. Деренко¹, Б. А. Малярчук¹, Н. А. Булахова²,
Т. Гржибовский³, А. П. Крюков⁴, А. Н. Лейрих¹

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

²Научно-исследовательский институт биологии и биофизики Томского государственного университета,
Томск 634050, Россия

³Институт судебной медицины, Медицинская академия им. Л. Рыдыгера, Быдгощ 85-094, Польша

⁴Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

e-mail: aborigen@ibpn.ru

Поступила в редакцию 20.04.2008 г.

Проведен анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК углозубов рода *Salamandrella* Приморья, юга Хабаровского края (к югу от Амура, кроме его низовий, и севера Сихотэ-Алиня), Амурской и Еврейской автономной областей. В пределах обследованной территории выявлено распространение углозуба Шренка *Salamandrella schrenckii* (Strauch 1870) и сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870). Вместо ожидаемой относительной однородности (по аналогии с сибирским углозубом) популяция углозуба Шренка в целом отчетливо генетически и географически структурирована. Из 167 образцов тканей углозуба Шренка выделено 62 гаплотипа, объединяемых в 2 кластера (в первом – 20 гаплотипов, во втором – 42 при практически равных выборках – в 80 и 87 особей, соответственно) с 3 и 6 субкластерами. Кластеры первого разбиения отличаются 3.0% изменчивости, и им соответствует четкая сегрегация (животные кластера I встречены в центре и на юге Приморья). Кластеры гаплотипов второго порядка также в большинстве своем пространственно обособлены. Обсуждаются возможные палеогеографические сценарии формирования внутривидовой генетической структуры вида. Граница между видами углозубов на равнинных территориях (включая террасы долин горных рек), вероятно, определяется исключительно биотическими отношениями.

Применение молекулярно-генетических методов к анализу внутривидового разнообразия сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) позволило подтвердить мнение многих зоологов, не отраженное в видовом статусе, о своеобразии его приморских популяций (Басарукин, Боркин, 1984; Боркин, 1994; Воробьева и др., 1999; Коротков, 1977; Осташко, 1981; Сапожников, 1990; Litvinchuk, Borkin, 2003; Литвинчук и др., 2001; Kuzmin, Maslova, 2003; Кузьмин, Маслова, 2005). На протяжении самого большого среди амфибий и генетически почти гомогенного ареала вида только популяция из Приморья резко выделяется на фоне популяций всех других регионов. На основании анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (мтДНК), учитывая высокую степень генетических отличий углозубов из Приморья и южной части Хабаровского края (9.8–11.6% дивергенции мтДНК) от углозубов из остальных частей ареала, мы сочли возможным отнести их к криптическому виду – *Salamandrella schrenckii* (Берман и др., 2005, 2005а). Практически одновременно Поярков и др. (Poyarkov et al.,

2005) выделили приморских углозубов в подвид *Salamandrella keyserlingii tridactyla*.

Позднее рядом авторов (Кузьмин, Семенов, 2006; Поярков, Кузьмин, 2008; Кузьмин, 2008) правомочность выделения *S. schrenckii* была поставлена под сомнение, однако японские коллеги (Matsui et al., 2008) на основании анализа мтДНК и аллозимов подтвердили видовую самостоятельность углозуба Шренка и, тем самым, принадлежность двух видов к роду *Salamandrella*. Они писали: “Results from analyses indicated that *S. keyserlingii* and *S. schrenckii* are monophyletic sister species, as already reported by Berman et al. (2005b). Concordant results were obtained also from allozyme analyses, and monophyly of *Salamandrella*, as well as of *S. keyserlingii* and *S. schrenckii*, is undoubted. ... Thus, classification by Berman et al. (2005b) rather than Kuzmin and Semenov (2006) is supported” (p. 90).

Поярков и Кузьмин (2008) и Кузьмин (2008) сочли, что восстановление названия *schrenckii* (Берман и др., 2005а) создало таксономическую коллизию и использование названия *schrenckii* для приморской популяции – неправомерный акт. Не вдаваясь в детали мнимой проблемы, которая

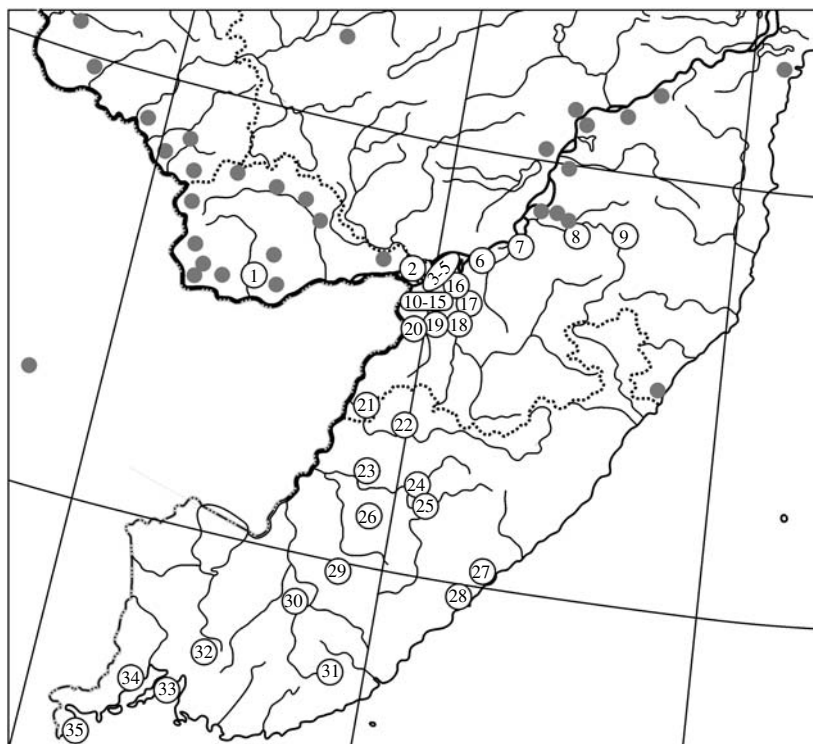


Рис. 1. Точки сбора углозубов. Темная точка – сибирский углозуб, кружок с цифрами – углозуб Шренка. Описание в тексте.

подробно будет рассмотрена в специальной работе, отметим четыре важнейших обстоятельства.

1. Из всего разнообразия упоминаемых Кузьминым (2008) статей (Международный кодекс..., 2004) к нашему случаю должна применяться лишь одна – 11.6.1, потому что до 1961 г. название *schrenckii* продержалось в отечественной литературе почти 50 лет (Боркин, 1994). Некоторые авторы ошибочно использовали это название для обозначения уральских популяций сибирского углозуба, что не имеет номенклатурного значения и потому не противоречит восстановлению названия *schrenckii*. Также не имеют номенклатурного значения подсчеты числа случаев употребления того или иного названия, приводимые Кузьминым (2008, стр. 449).

2. В нашей работе 2005 г. подробно рассмотрены многие обстоятельства, позволившие выбрать в качестве лектотипа экземпляр с Уссури (из окрестностей пос. Агдеги). Записи в каталоге коллекции, составленном Штраухом (Strauch, 1870), не оставляют сомнений в том, что именно этот экземпляр с Уссури был им изучен.

3. После опубликования выделения лектотипа из окрестностей пос. Агдеги (Берман и др., 2005) название *schrenckii* однозначно относится к тому виду, который там обитает. Важнейшее обстоятельство состоит в том, что в Приморье и на при-

мыкающей к нему значительной части обследованной территории Хабаровского края (рис. 1), в том числе и в пределах *Terra tyrica*, известен только один вид, которому и присвоено имя *schrenckii*.

4. Название *var. tridactyla*, следующее по времени после *schrenckii* в истории вида, имеет спорную пригодность (Берман и др., 2005а). Его автор – А.М. Никольский (1905) допускал, что это тератология, т.е. явление, связанное с инфраподвидовой сущностью (см. ст. 45.5.).

Существуют и иные рациональные аргументы, в совокупности свидетельствующие о правомочности восстановления названия *schrenckii*¹.

На настоящий момент опубликованы лишь фрагментарные сведения о распространении углозуба Шренка. Он известен на юге Приморского (в окрестностях Владивостока и в Уссурийском заповеднике) и Хабаровского (окрестностях пос. Георгиевка – в нескольких километрах южнее 48 параллели) краев, найден в провинции Гириин КНР (Поярков, Кузьмин, 2008). Из полученных молекулярных данных следовало, что углозуб

¹ Считаю своим долгом упомянуть, что все сказанное выше относительно номенклатурных аспектов было детально обсуждено летом 2008 г. с ныне покойным д.б.н. И.М. Кержнером, признанным знатоком Кодекса, занимавшим пост Ученого секретаря комиссии РАН по таксономии и осуществившим перевод последнего издания Кодекса (Международный кодекс..., 2006) на русский язык.

Шренка существенно древнее сибирского углозуба (2.5 и 0.49 млн. лет, соответственно). Ему свойственна высокая степень изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК по сравнению с таковой сибирского углозуба. Исследованные углозубы Шренка четко делились на два подкластера, генетическая дистанция между которыми весьма велика – в среднем 3.0%, максимально 3.5%. Подчеркнем, что оба гаплотипа были встречены и совместно и раздельно (Берман и др., 2005, 2005а). Глубокую дифференциацию локальных популяций отметили и Поярков с соавторами (Poyarkov et al., 2005; Поярков, Кузьмин, 2008).

В связи со сказанным представлялось целесообразным выяснить ареал и внутривидовую филогеографию углозуба Шренка, нового вида позвоночного животного фауны России.

МАТЕРИАЛ

В анализ включены ткани взрослых животных, личинок и эмбрионов, замороженных или фиксированных в 70% спирте, из следующих регионов и пунктов (рис. 1).

I. Хабаровский край.

1. “Башмак” – ЕАО, 10 км от пос. Биджан в сторону пос. Ленинское (5 км за пос. Башмак).

2. “Николаевка” – ЕАО, 17 км от г. Хабаровск в сторону г. Биробиджан, не доезжая 1 км до пос. Николаевка, справа у дороги.

3. “Обор”^{*2} – низовья р. Обор (правый приток р. Ситы, правого притока р. Амур) при пересечении с дорогой пос. Сита – пос. Князе-Волконское.

4. “Петропавловское” – восточный берег оз. Петропавловское в окр. пос. Чичаговка.

5. “Биксуренок”^{*} – исток р. Биксуренок (левый приток р. Биксур, притока р. Немпта), в 4 км западнее поворота на пос. Елабуга.

6. “Маяк” – 10 км восточнее пос. Маяк и оз. Сандинское.

7. “Оз. Гасси” – 7 км на юг от оз. Гасси по шоссе.

8. “Лидога-77” – 77 км автодороги пос. Лидога – г. Ванино.

9. “Гобилли” – близ устья одноименной реки (приток р. Анюй) у автодороги пос. Лидога – г. Ванино.

10. “Бычиха” – окрестности пос. Бычиха (пригород Хабаровска в районе пос. Казакевичи).

11. “Половинка” – долина среднего течения р. Половинка (правый приток р. Уссури), северный макросклон хребта Большой Хехцир.

12. “Хехцир-6” – 6 км от пос. Хехцир к верховьям р. Красная речка (приток р. Уссури).

13. “Хехцир-10” – 10 км от пос. Хехцир к верховьям р. Красная речка (приток р. Уссури).

14. “Малые Чирки”^{*} – долина р. Малые Чирки (правый приток р. Уссури), между пос. Хехцир и пос. Кофровский.

15. “Чирки” – долина р. Чирки (приток р. Уссури) при пересечении с дорогой г. Хабаровск – г. Владивосток, близ юго-восточной оконечности Больше-Хехцирского заповедника.

16. “Бешеная”^{*} – долина р. Бешеная (правый приток р. Ситы) при пересечении с дорогой пос. Сита – пос. Князе-Волконское.

17. “Немпта”^{*} – долина верховьев р. Немпта (правый приток р. Амур) у пос. Сидима (Берман и др., 2005а).

18. “Сита” – истоки р. Малая Сита при пересечении с дорогой пос. Владимировка – пос. Сита.

19. “Георгиевка” – долина р. Кия в окрестностях пос. Георгиевка (12 км к востоку от пос. Переяславка).

20. “Кукелево” – 6 км к юго-юго-востоку от пос. Кукелево – terra typica углозуба Шренка (Берман и др., 2005, 2005а), южная окраина массива заброшенных мелиоративных полей близ горы Утесик.

II. Приморский край.

21. “Гумин” – истоки р. Малый Гумин близ горы Лысая, восточнее пос. Бикин^{*}.

22. “Бикин” – долина р. Бикин в 10 км к востоку от пос. Верхний перевал, урочище Мизиза.

23. “Вострцово” – долина р. Большая Уссурика, окр. пос. Вострцово.

24. “Мельничное” – долина р. Большая Уссурика в 5 км к западу от пос. Мельничное.

25. “Колумбе” – долина р. Колумбе в 4 км от впадения в р. Большая Уссурика.

26. “Малиновка” – долина р. Малиновка (левый приток р. Большой Уссурики) в окр. пос. Пожига, урочище Францева падь.

27. “Пластун” – долина р. Джигитовка в 12 км к северо-западу от пос. Пластун.

28. “Дальнегорск” – Рудная Пристань, 2 км к юго-востоку от пос. Сержантово.

29. “Откосная” – долина р. Откосная (правый приток р. Журавлевка – правого притока Уссури) в окр. пос. Лесогорье (30 км к югу от пос. Пожиги).

30. “Чугуевка” – верховья р. Покровки (правый приток р. Арсеньевка), ручей под перевалом Еловый, между поселками Чугуевка и Варфоломеевка.

31. “Ольховая” – 20 км к западу от пос. Лазо, гора Ольховая.

32. “Уссурийск” – Уссурийский заповедник (Берман и др., 2005а).

² Звездочкой отмечены пункты обнаружения икры углозуба Шренка, идентифицированной по форме кладки. Обоснование см. ниже.

33. “Владивосток” – окрестности Владивостока: окрестности Богатинского водохранилища, долина р. Малая Седанка, Ботанический сад, долина р. Большая Седанка, окрестности бухты Лазурной (подробную карту-схему см. Берман и др., 2005 а).

34. “Кедровая падь” – заповедник “Кедровая падь”.

35. “Хасан” – окрестности пос. Хасан.

Кроме того, на пространстве от г. Благовещенска до пос. Де-Кастри и г. Ванино, а также на Сахалине были обследованы несколько десятков точек, в которых собраны только сибирские углозубы или их кладки. В настоящей статье этот материал не обсуждается.

МЕТОДЫ

Выделение мтДНК, амплификацию и секвенирование фрагментов гена цитохрома *b* проводили как описано ранее (Берман и др., 2005а). Для выравнивания и анализа полученных нуклеотидных последовательностей использовали пакет программ SeqScape v. 2.5 (Applied Biosystems). Генетические дистанции (р-дистанции) между последовательностями ДНК рассчитывали, исходя из количества нуклеотидных замен на позицию при попарном сравнении. Филогенетические деревья построены с применением алгоритмов NJ (Neighbour-Joining, метод ближайшего соседа) (Saitou, Nei, 1987), UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic averages, невзвешенный парно-групповой метод) и MP (Maximum Parsimony, метод максимальной экономии) (Nei, 1987; Saitou, Nei, 1987). Для построения филогенетических деревьев использовали пакеты филогенетических программ MEGA 2.1 (Kumar et al., 1993) и Network 4.5 (Bandelt et al., 1999).

Нуклеотидные последовательности участка длиной 825 пар оснований (между позициями 14228 и 15322 (согласно нумерации нуклеотидов полного митохондриального генома *Salamandrella keyserlingii* (Zhang et al., 2006) гена цитохрома *b* мтДНК определены у 167 особей углозуба Шренка из различных районов Приморья и Хабаровского края. Используемые в настоящей работе последовательности гена цитохрома *b* углозуба Шренка помещены в GenBank (номера EU567390-EU567451).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Филогенетический анализ. Как отмечалось ранее (Берман и др., 2005, 2005а; Poyarkov et al., 2005; Поярков, Кузьмин, 2008), изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК углозуба Шренка по сравнению с таковой сибирского углозуба весьма значительна. Изменчивость сибирского углозуба

на пространстве от Камчатки до р. Пинеги (правый приток р. Северная Двина) крайне мала и оценена нами примерно в 0.38% (Берман и др., 2005а), коллегами – 1.38% (Поярков, Кузьмин, 2008). Изменчивость углозуба Шренка составила 1.86% (Берман и др., 2005). Этот результат подтвержден на вновь собранном материале – 1.9%. Из 167 образцов тканей углозуба Шренка выделено 62 гаплотипа, объединяемых в 2 кластера с 3 и 6 субкластерами (рис. 2, табл. 1, 2). К кластеру I принадлежат 20 гаплотипов, выделенных из 80 образцов тканей; кластер II содержит примерно в два раза больше гаплотипов (при том же размере обследованной выборки). Оба кластера имеют близкую изменчивость ($d = 0.01 \pm 0.002$ и 0.009 ± 0.002 соответственно).

Анализ распределения попарных нуклеотидных различий между последовательностями мтДНК показывает наличие более выраженных различий между кластерами мтДНК углозуба; еще более четкая картина получена при анализе медианных сетей гаплотипов мтДНК (рис. 3) и расчетах статистики r , оценивающей среднее расстояние от гаплотипа-основателя ко всем производным гаплотипам в количестве мутаций. Результаты всех этих подходов и некоторых других будут опубликованы в специальной статье (Малярчук и др., 2009).

В среднем, на каждые 2.7 образца приходится 1 гаплотип. Во втором кластере это соотношение больше, чем в первом – 2.1 и 4.0 образца на 1 гаплотип. В субкластерах оно также варьирует значительно – от 1.2 до 6.3 образца на гаплотип при примерно равных размерах выборок. Наличие субкластеров в большинстве случаев подтверждается высокими значениями бутстреп-индексов. Наиболее четко структурирован кластер I, сформированный из субкластеров Ic (с бутстреп-поддержкой 95%), Ia (94%). В пределах кластера II наиболее высокой статистической поддержкой характеризуются субкластеры Pf (81%), Pc (87%), Pd (98%); наличие остальных субкластеров в NJ-дереве не поддерживается индексами >70%. Между тем, результаты поиска оптимальных деревьев, полученных с помощью метода медианных сетей, свидетельствуют об аналогичном (как на рис. 2) характере кластеризации гаплотипов мтДНК. Внутренняя структура кластеров сохраняется при использовании различных алгоритмов филогенетического анализа, что свидетельствует о надежности полученных данных и возможности использования кластеров и субкластеров мтДНК в качестве филогенетических таксономических единиц.

Ареал. Сихотэ-Алинь (кроме северной части) и его отроги, крайний юго-запад Приморья (окрестности пос. Хасан, Кедровая падь, окрестности Владивостока), все правобережье бассейна

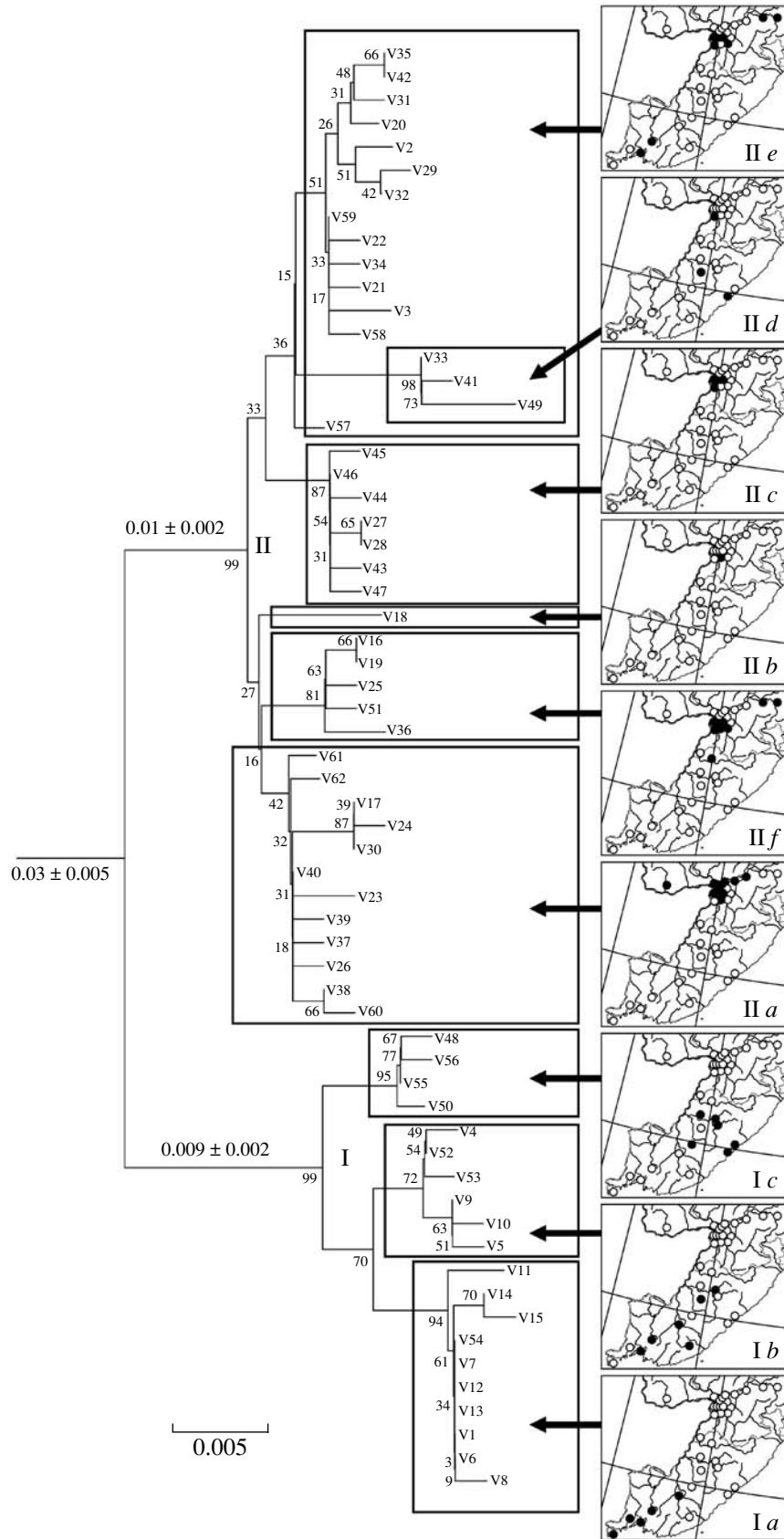


Рис. 2. NJ-дендрограмма р-расстояний между гаплотипами гена цитохрома *b* у углозубов Шренка. Обозначения гаплотипов мтДНК как в табл. 1.

Таблица 1. Места сбора животных и выявленные гаплотипы

Место сбора	Гаплотипы	Кластеры	Всего	
			Число гаплотипов	Выборка (n)
“Хасан” (35)	v-13	Ia	1	1
“Кедровая Падь” (34)	v-13	Ia	1	6
“Богатинское водохранилище”	v-1, v-2, v-11, v-9	Ia, Ib, IIe	4	5
“Малая Седанка”	v-1, v-6, v-7	Ia	3	11
“Большая Седанка”	v-1, v-8	Ia	2	5
“Ботанический сад”	v-1, v-7, v-8, v-14	Ia	4	13
“Бухта Лазурная”	v-3, v-4, v-5	Ib, IIe	3	6
“Уссурийск” (32)	v-1, v-2, v-10, v-12, v-14, v-15	Ia, Ib, IIe	6	22
юг Приморья	v-1, v-2, v-3, v-4, v-5, v-6, v-7, v-8, v-9, v-10, v-11, v-12, v-13, v-14, v-15	Ia, Ib, IIe	15	69
“Чугуевка” (30)	v-53, v-54	Ia, Ib	2	2
“Мельничное” (24)	v-52, v-56	Ib, Ic	2	3
“Малиновка” (26)	v-41, v-52	Ib, (II d)	2	4
“Востречово” (23)	v-48, v-55	Ic	2	2
“Колумбе” (25)	v-50, v-55	Ic	2	2
“Откосная” (29)	v-55	Ic	1	2
Верхняя и Средняя Уссури	v-41, v-48, v-50, v-52, v-53, v-54, v-55, v-56	Ia, Ib, Ic, II d	8	15
“Пластун” (27)	v-48, v-49, v-55	Ic, II d	3	5
“Ольховая” (31)	v-52	Ib	1	2
“Дальнегорск” (28)	v-55	Ic	1	2
Восточный макросклон Сихотэ-Алиня	v-48, v-49, v-52, v-55,	Ic, Id, II d	4	9
“Бикин” (22)	v-25, v-51	II f	2	5
“Кукелево” (20)	v-25, v-32, v-33, v-34, v-35, v-41, v-42, v-43	II c, (II d), II e, (II f)	8	9
“Сита” (18)	v-19, v-20, v-21, v-22,	II e, (II f),	4	5
“Георгиевка” (19)	v-16, v-17, v-18	II a, (II b), II f	3	5
“Чирки” (15)	v-30	II a	1	1
“Бычиха” (10)	v-36	II f	1	1
“Половинка” (11)	v-46	II c	1	1
“Хехцир-6” (12)	v-27, v-28, v-44, v-45, v-46	II c	5	14
“Хехцир-10” (13)	v-27, v-29, v-30, v-31, v-36, v-45, v-46, v-47	II a, II c, II e, II f	8	13
Нижняя Уссури	v-16, v-17, v-18, v-19, v-20, v-21, v-22, v-25, v-27, v-28, v-29, v-30, v-31, v-32, v-33, v-34, v-35, v-36, v-41, v-42, v-43, v-44, v-45, v-46, v-47, v-51	II a, II b, II c, II d, II e, II f	26	54
“Петропавловское” (4)	v-23, v-24	II a	2	2
“Маяк” (6)	v-60, v-61, v-62	II a	3	3
“Гасси” (7)	v-40, v-58, v-59	II a	3	3
“Лидога-77” (8)	v-25, v-57	II e, (II f)	2	5
“Гобилли” (9)	v-25, v-57	II e, (II f)	2	3
“Николаевка” (2)	v-39, v-40	II a	2	2
“Башмак” (1)	v-26, v-37, v-38	II a	3	3
Правобережье Амура ниже Хабаровска	v-23, v-24, v-25, v-26, v-37, v-38, v-39, v-40, v-57, v-58, v-59, v-60, v-61, v-62	II a, II e, II f	14	21
Всего			62	167

Примечание. В скобках приведены номера точек на рис. 1, жирным шрифтом выделены суммарные данные по району (объяснения в тексте).

Таблица 2. Структура дерева и частоты гаплотипов

Кластер	Субкластер	Колич. гаплотипов	Колич. образцов	Отношение образцы/гаплотипы
I	1a	10	48	4.8
	1b	6	19	6.3
	1c	4	13	3.3
Всего	3	20	80	4.0
II	2a	12	14	1.2
	2b	1	1	1.0
	2c	7	24	3.4
	2d	3	6	2.0
	2e	14	23	1.6
	2f	5	19	3.8
Всего	6	42	87	2.1
Итого	9	62	167	2.7

р. Усури в пределах России и правобережье Амура до оз. Гасси (включая его) заняты углозубом Шренка; он (или его вероятные гибриды с сибирским углозубом, см. ниже) также обнаружен на левобережье Амура в пределах ЕАО. Бассейны рек левобережья Амура выше Хабаровска в пределах посещенной нами территории (до Благовещенска) и предгорья правобережья ниже Хабаровска, начиная с низовьев р. Анной, населены сибирским углозубом.

С особой тщательностью обследованы окрестности пос. Кукелево – *Terra typica* углозуба Шренка (Берман и др., 2005, 2005а). Хотя и небольшие, “маточные” водоемы находятся примерно в 6 км к юго-юго-востоку от пос. Кукелево, на южной

окраине массива заброшенных мелиоративных полей близ горы Утесик. Здесь были просмотрены многие десятки кладок (все без исключения прямые, см. ниже), которые, как и взрослые животные (по данным анализа мтДНК), принадлежали исключительно углозубу Шренка.

Подчеркнем, что равнинные пространства между Сихотэ-Алинем и р. Усури на западе и Сихотэ-Алинем и Амуром на северо-западе (бассейны равнинных, кроме самых верховий, рек Сита, Обор, Немпта, Мухен) до оз. Гасси безраздельно населены углозубом Шренка. Такая же ситуация и в предгорьях хребта Хехцир, который обследован с юга (бассейн р. Чирки), северо-запада (окрестности пос. Бычиха), севера (бассейны рек Половинка и Красная речка) и востока (бассейн р. Малые Чирки).

Есть основания полагать, что на левобережье Амура углозуб Шренка проникает (или проникал) в небольших количествах, но не образует постоянных популяций (см. ниже). Было бы крайне желательно детальнее, чем это сделали мы, обследовать систему хребтов, отделяющих центральную часть ЕАО от Зейско-Буреинской равнины (хребты Малый Хинган, Помпеевский, Суторский), по периферии которых обнаружен исключительно сибирский углозуб (см. рис. 1).

Остается неясным распространение углозубов на участке г. Хабаровск – г. Комсомольск-на-Амуре левобережья Амура (в пригороде Комсомольска-на-Амуре на обоих берегах мы нашли сибирского углозуба), в долине Амура ниже Комсомольска и в бассейне р. Амгунь; вероятно, что эти территории заселены сибирским углозубом. Также нуждается в уточнении северная граница ареала углозуба Шренка в пределах Сихотэ-Алиня; она, вероятно, проходит севернее выявленной

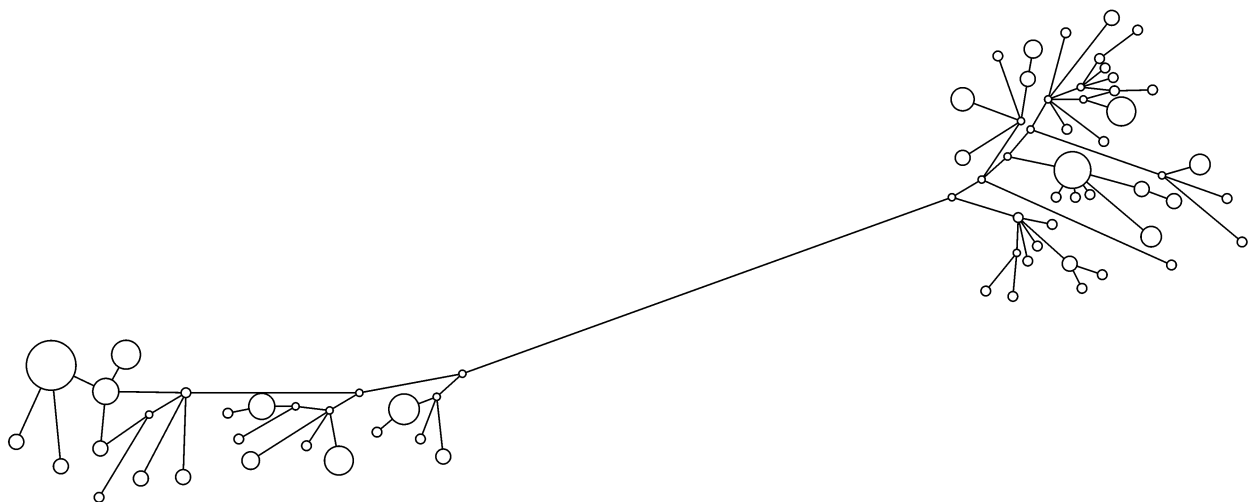


Рис. 3. Схема медианных сетей гаплотипов углозуба Шренка. Кружки – гаплотипы, размер которых соответствует числу особей с данным гаплотипом.

ныне. Необходимо также выяснить видовую принадлежность углозубов в бассейнах рек Тихоокеанского склона Сихотэ-Алиня севернее пос. Пластун.

Ареал углозуба Шренка за пределами территории России не дифференцирован от ареала сибирского углозуба. Последний известен из северной части Кореи (Вон, 1971, цит. по: Кузьмин, 1994) и из Северо-восточного Китая, точнее – из бассейнов рек Сунгари и Мулинхэ (Костин, 1935). Два исследованных нами экземпляра (рис. 1) из южных отрогов хребта Малый Хинган (провинция Хэйлунцзян, окр. города Тунхэ), любезно предоставленных А.И. Антоновым, по мтДНК принадлежат сибирскому углозубу. Также в бассейне среднего течения Сунгари (провинция Гирин, Байшань, район пос. Хуадянь) собрана “приморская форма сибирского углозуба” (Поярков, Кузьмин, 2008), т.е. углозуб Шренка.

Филогеография. В известном ныне ареале углозуба Шренка прослеживается отчетливая пространственная дифференциация его популяций практически на всех уровнях рассмотрения. Наиболее крупное разбиение ареала задается распространением животных, принадлежащих кластерам I и II. Северная часть ареала, включая долины рек Уссури и Амур, представлена исключительно популяциями животных кластера II (“северный” кластер). Животные “южного” кластера I распространены в южной половине Сихотэ-Алиня и на прилегающих территориях, но не севернее бассейна р. Иман. Только в четырех обследованных точках южной части обнаружены животные обоих кластеров (рис. 2 и 4).

Кластеры второго порядка, как видно на рис. 2, объединяют гаплотипы, распространенные, как правило, компактно, и в совокупности свидетельствуют об отчетливой пространственной структурированности популяций.

К такому же выводу приводит и обратный подход – от районирования территории. С этой целью мы сгруппировали обследованные пункты в четыре весьма условных района: 1) юг Приморья; 2) бассейн верхней и средней части р. Уссури; 3) бассейн нижней Уссури; 4) бассейн рек правобережья Амура (ниже Хабаровска). Бассейны рек тихоокеанского макросклона Сихотэ-Алиня остались вне означенных районов из-за недостаточности выборки. Несмотря на то, что критерии выделения районов произвольны, сами районы по составу гаплотипов оказались отчетливо индивидуальны.

Юг Приморья (см. табл. 1) наиболее беден по числу гаплотипов – 15, или 1 гаплотип на 4.6 проанализированных животных при выборке в 69 особи. В бассейне же нижнего течения Уссури, при меньшем размере выборки (54 особи), выделено 26 гаплотипов (1 гаплотип на 2.1 животных). Наиболее насыщена вариантами гаплотипов по-

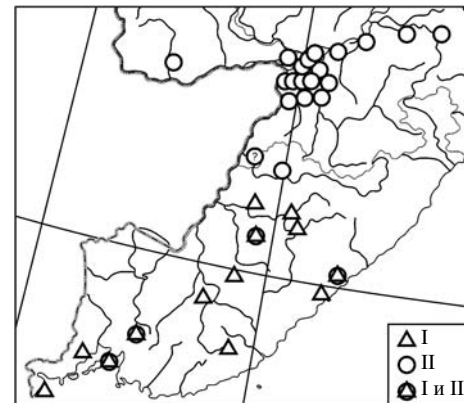


Рис. 4. Географическое распространение гаплотипов кластеров I и II.

пуляция в Приамурской части ареала углозуба Шренка; здесь на выборку в 21 животное приходится 14 гаплотипов, т.е. 1 гаплотип на 1.5 образца. Заметим, что в Уссурийском заповеднике при сходной величине выборки (22 особи) найдено лишь 6 гаплотипов (т.е. 1 гаплотип на 3.7 особи). Приведенные цифры свидетельствуют о том, что разнообразие гаплотипов не функция размера выборки или степени удаленности мест сбора друг от друга; от числа же обследованных мест оно явно зависит, что не является неожиданностью.

Состав популяций по набору гаплотипов в обсуждаемых районах не оставляет сомнений в их практически полной индивидуальности – в каждом районе свой набор гаплотипов. Лишь небольшое их число (относительно возможного) оказывается общими для обследованных районов и точек (рис. 5). Максимальное число общих гаплотипов (обратим внимание – всего три!) отмечено на юге Приморья, между верховьями р. Раздольной и водоемами окрестностей Владивостока (напомним – принадлежащих так же бассейну залива Петра Великого). Только в 7 случаях встречено по одному общему гаплотипу в 2 или 3 пунктах, и только в одном случае (гаплотип v-55) – в пяти пунктах; животные с этим гаплотипом обнаружены частично в бассейне р. Уссури, частично – в бассейнах рек Тихоокеанского склона Сихотэ-Алиня. Всего же лишь 10 гаплотипов из 62 найдено в двух и более точках.

В нижней части бассейна р. Уссури и правых притоков Амура (ниже Хабаровска), несмотря на весьма значительное количество животных (75), составляющих почти половину всех изученных и 40 (из 62) выявленных гаплотипов, здесь обнаружено лишь две, так сказать, местные и две “межрегиональные” парные общности. Местные прослеживаются по гаплотипам v-40, общих для “Николаевки” и “Гасси”, и v-36 – для “Половинки”, “Бычихи” и “Хехцира-6” (т.е. собранных с разных

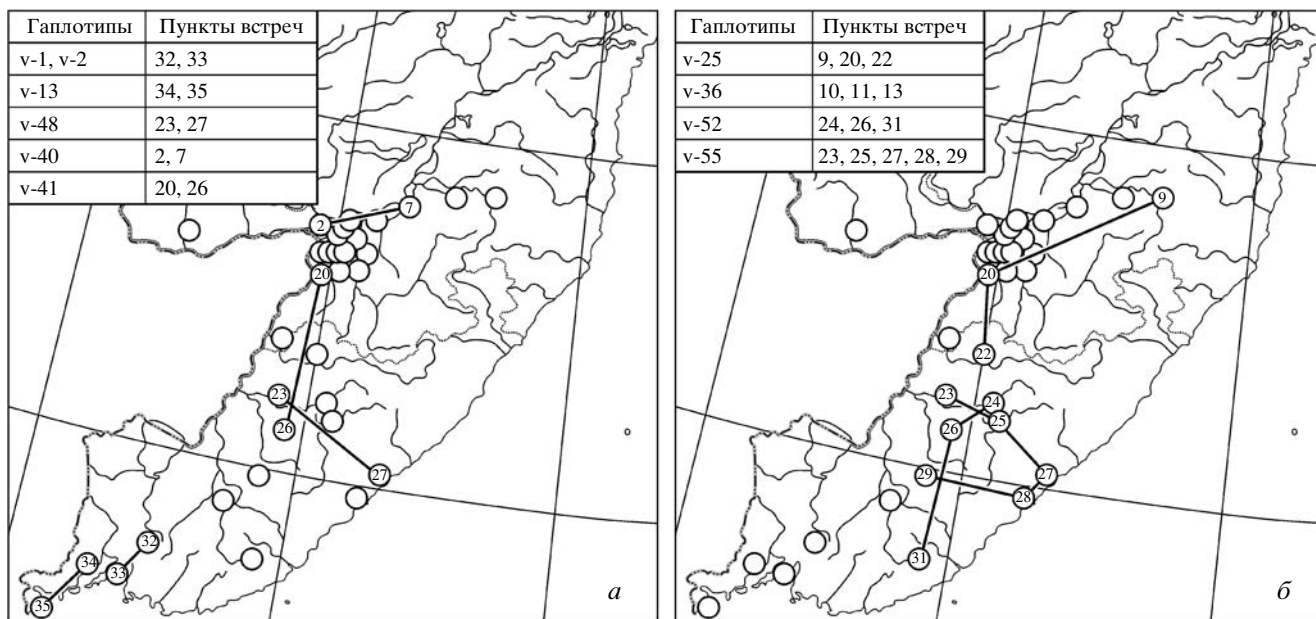


Рис. 5. Географические связи гаплотипов. Встречи гаплотипа: а – в двух пунктах, б – в трех и более пунктах.

сторон хребта Большой Хехцир). Максимально протяженные бывшие связи маркирует гаплотип v-25, встреченный в верховьях р. Гобилли, в окрестностях пос. Кукелево и в бассейне р. Бикин (максимальное удаление по прямой около 400 км), и гаплотип v-41, обнаруженный в окрестностях пос. Кукелево и в бассейне р. Малиновка. Число подобных связей вряд ли существенно возрастет при увеличении выборки.

Таким образом, вместо ожидаемой генетической однородности популяций углозуба Шренка в бассейне правых притоков низовий Усури и правых притоков Амура ниже Хабаровска (по аналогии с парой “Усурийск”–“Владивосток”) выявляется значительная ее дифференциация; практически в каждой обследованной точке обнаруживаются не общие с соседними точками гаплотипы, а чуть ли не каждый раз новые. Мы предполагаем две причины столь яркого проявления территориального консерватизма – крайне слабая подвижность животных и/или элиминация мигрантов.

Сегрегация и правомочность сбора материала в антропогенных водоемах. Проведенное широкомасштабное обследование территории, только с запада на восток составившее более 1500 км, было сопряжено с поиском животных и кладок по несколько раз в день в незнакомой местности. Естественные малые стоячие водоемы (лужи и озерки) за пределами долины Амура даже на равнинах повсеместно редки. Нехарактерны они и для юга Хабаровского края, окрестностей г. Ванино, обследованной части Сихотэ-Алиня, большей части горного Приморья. Поиск углозубов и их кладок в ручьях также не прост. Поэтому все-

гда существует соблазн использовать более легкий способ сбора животных – в кюветах, в залитых придорожных карьерах и, особенно, в обширных старых непересыхающих и непроходимых для транспорта лужах (имеющих объезды) на проселочных дорогах, трассах линий электропередач и других “линейных” сооружениях. В таких местах нередко формируются хорошие маточные водоемы. Вместе с тем, этот способ чреват опасностью собрать не местных, а расселяющихся вдоль дорог животных и, таким образом, искажающих картину генетической структуры природной популяции. Однако констатированная выше значительная индивидуальность большинства обследованных точек по набору гаплотипов свидетельствует о том, что применительно к углозубу Шренка эта опасность, если и существует, то в минимальной степени. Дороги, точнее – кюветы и карьеры служат удобными для сборщика ловушками, перехватывающими (или “оттягивающими”) животных из прилегающих пространств, но, вероятно, отнюдь не каналами расселения углозуба Шренка, как можно было бы предположить. Таким образом, мы полагаем, что использование подобного материала в данной работе правомерно.

Генетическая изменчивость и форма кладок. Кладки углозуба из Приморья могут быть не только спирально закрученные, как у сибирского углозуба во всех частях ареала (рис. 6в, 6г низ), но и не закрученные – “прямые”, “мешковидные”, “почковидные” (рис. 6а–6г верх), по данным разных авторов (Коротков, 1977; Черничко, 1982; Регель, in litt, цит. по: Басарукин, Боркин, 1984;

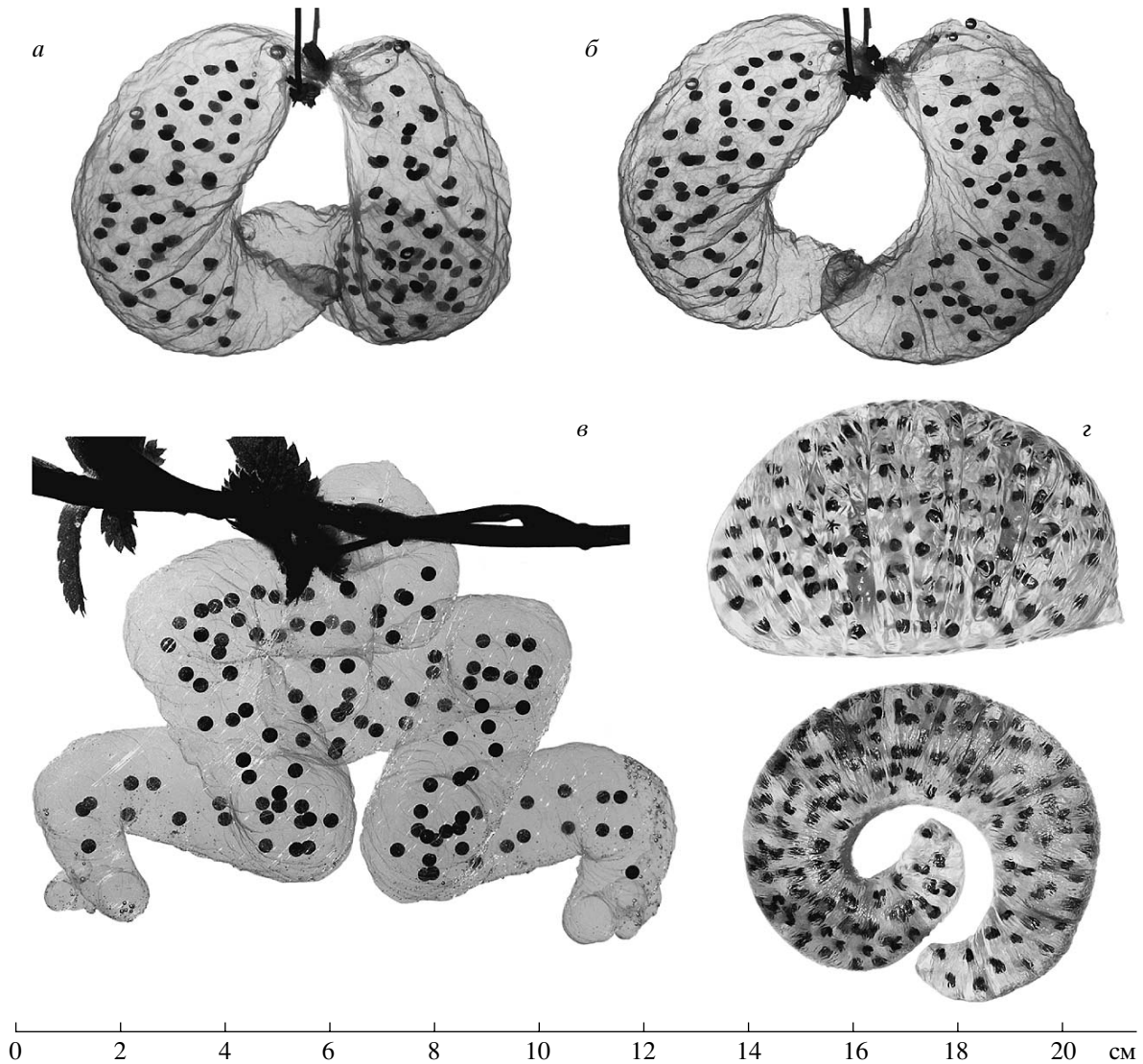


Рис. 6. Кладки углозубов Шренка (а, б) и сибирского (в) в воде и обоих видов, выложенные на плоскость (з).

Сапожников, in litt., цит. по: Боркин, 1994 и многие др.). В Уссурийском заповеднике среди 212 просмотренных Г.П. Сапожниковым кладок три четверти были в виде прямых мешков; они составляли от 50 до 97% в конкретных водоемах; степень закрученности кладок (число оборотов) также варьирует (личное сообщение). Местами в Уссурийском заповеднике встречаются только прямые мешки (С.М. Ляпков, личное сообщение, по: В. Г. Ищенко и др., 1995; Kuzmin, Maslova, 2003).

Обследование юга Хабаровского и Приморского краев, Амурской и Еврейской автономной областей в период нереста амфибий позволило получить картину географического распределения формы кладок углозуба Шренка. Ее основные черты сводятся к следующему. В пределах бассейна Усури на территории Хабаровского края и бассейнов рек правобережья Амура ниже

устья Усури до устья р. Анюй (см. рис. 1), обнаружены только прямые кладки. Тестирование мтДНК показало, что все они без исключения принадлежат углозубу Шренка. Никакие иные варианты формы кладок (см. ниже) в северной половине ареала углозуба Шренка, подобно описанным для Уссурийского заповедника, не встречены.

В Еврейской автономной области среди кладок сибирского углозуба, собранных у пос. Башмак (точка № 1) и Николаевка (точка № 2) и имевших отчетливую спиральную форму, характерную для данного вида, выявлено несколько кладок, как оказалось, принадлежащих углозубу Шренка (анализ мтДНК). Обстоятельства обнаружения этих кладок в известном смысле экстраординарны. Как и везде на левобережье Амура, в ближайших к названным поселкам точках сбора были найдены кладки только сибирского углозу-

ба (анализ мтДНК). Более того, у пос. Николаевка на участке в несколько сотен квадратных метров среди нескольких десятков спирально закрученных кладок обнаружены кладки обоих видов³ (по мтДНК), что, несомненно, свидетельствует о зоне контакта. Именно в силу этого, и учитывая сказанное выше о постоянстве прямой формы кладки у северной популяции углозуба Шренка, мы можем предположить, что спиральная форма кладок в данном случае принадлежит не углозубу Шренка, а межвидовому гибриду.

На юге Приморья оба типа кладок углозуба Шренка (анализ мтДНК) встречены нами помимо Уссурийского заповедника еще и в окрестностях Владивостока. Самая северная точка обнаружения кладок углозуба Шренка спиральной формы в Приморье – “Чугуевка” (точка № 30). Севернее во всех остальных обследованных пунктах Приморья встречены только прямые кладки. Представляется вероятным, что полиморфизм кладок связан с их возможным гибридным происхождением. Если гибридная природа полиморфизма кладок будет показана (например, с привлечением методов анализа ядерной ДНК), мы получим удобный, легко наблюдаемый популяционный маркер⁴.

Филогеографическая структура и палеогеография. Начиная работу, мы предполагали значительную генетическую однородность популяции углозуба Шренка, отраженную в близких наборах гаплотипов животных по всей территории его возможного ареала. В пользу этого свидетельствовал ряд, казалось бы, очевидных обстоятельств: большой возраст углозуба Шренка и весьма скромный по площади ареал относительно ареала сибирского углозуба; современные природные условия, способствующие благополучному его существованию на значительной части региона (различные типы лесов с развитой подстилкой; всевозможные варианты ручьев, в которых этот углозуб способен успешно размножаться); разветвленная сеть водотоков с заболоченными долинами, служащими универсальными миграционными каналами для многих амфибиотических животных; отсутствие в четвертичной истории региона катастроф, аналогичных оледенениям или криоаридным эпохам Северной Евразии. Коротко говоря, у углозуба Шренка, казалось

бы, было достаточно времени и возможностей для эффективного обмена генами в популяции.

Однако предположение не подтвердилось. Картина распределения гаплотипов и кластеров, напротив, свидетельствует об отсутствии перемешивания популяции и, тем самым, о крайне слабой миграционной активности (или ее эффективности) углозуба Шренка, время существования которого весьма продолжительно. Слабый генетический обмен между популяциями углозуба Шренка и следующий из него территориальный консерватизм соответствуют интуитивным представлениям о небольшой подвижности этих животных. Однако следует помнить об отсутствии генетической структуры сибирского углозуба на большей части гигантского ареала, что мы связывали с возможностью стремительного расселения в прошлом (Берман и др., 2005а).

Опираясь на основные черты филогеографии углозуба Шренка, можно предположить два вероятных сценария, которые могли привести к современной картине распространения. Как мы упоминали, оба основных кластера имеют близкую изменчивость ($d = 0.01 \pm 0.002$ и 0.009 ± 0.002), но по результатам анализа средних попарных нуклеотидных различий, медианных сетей мтДНК и аминокислотных последовательностей цитохрома *b* кластер I более древний. Это обстоятельство позволяет считать, что кластер II сформировался на основе линий ДНК кластера I⁵.

Между тем, неизвестно, где (в Приморье или на сопредельных территориях Кореи и Китая) произошла первичная дивергенция между кластерами мтДНК. Если на территории Кореи и Китая, то, вероятно, некогда вся территория Приморья и юга Хабаровского края была занята животными “северного” кластера. Затем в результате перестройки среды на большей части южного Приморья животные “северного” кластера исчезли (следы их пребывания сохранились лишь в нескольких названных выше точках) и были замещены вселившимися, вероятно, из Кореи или Северо-восточного Китая животными “южного” кластера, которые, однако, дальше бассейна Имана не проникли. В пользу этого сценария говорит тот факт, что на севере ареала выявлены животные только одного – “северного” кластера, на юге – в основном другого – “южного” (но в нескольких точках встречен и “северный”).

Если же исходить из предположения, что дивергенция между кластерами произошла на территории Приморья, то широкая распространенность гаплотипов кластера I свидетельствует о том, что в Приморье располагался первичный ареал углозуба Шренка. Присутствие с низкой ча-

³ В публикации Пояркова Н.А. и Кузьмина С.Л. (2008) со ссылкой на наше устное сообщение ошибочно указано, что мы обнаружили популяции сибирского углозуба с кладками, морфологически напоминающие типичные кладки обеих форм (с. 1096). По-видимому, коллеги имели в виду описанный выше случай.

⁴ Один из авторов настоящей работы (А.П. Крюков) не разделяет изложенную выше точку зрения на природу полиморфизма кладок, предполагая, что форма кладок зависит, прежде всего, от стадии развития яиц, а также от химического состава воды и иных, всегда внешних обстоятельств.

⁵ Материалы, позволившие сформулировать этот вывод, подробно изложены в специальной статье (Малярчук и др., 2009).

стотой гаплотипов “северного” кластера II на юге Приморья указывает на попытки животных кластера II расширить свой ареал на юг.

В пользу относительной стабильности природной обстановки северной части ареала (по сравнению с южной) говорит также и максимальное разнообразие обнаруженных именно здесь гаплотипов (две трети от всех зарегистрированных). Предположить характер упомянутой перестройки среды сложно, поскольку углозуб Шренка обладает значительной экологической валентностью. В настоящее время он населяет различные биотопы во всем диапазоне лесных высотных поясов Сихотэ-Алиня и прилежащих равнин. По-видимому, наиболее высокогорная популяция углозуба Шренка (определение подтверждено анализом мтДНК) обнаружена Ю.Н. Сундуковым (личное сообщение) на горе Ольховая в озере, находящемся близ верхней границы хвойных лесов (1550 м над ур. м.). К сожалению, еще более высоко расположенные биотопы углозуба Шренка не описаны, хотя именно эти сведения позволили бы оценить минимум (нижний порог) теплообеспеченности, необходимый для существования вида, и спроецировать этот порог на ландшафтные изменения в прошлом. Но и имеющиеся представления свидетельствуют о весьма широком диапазоне приемлемых для углозуба Шренка природных условий, что могло сказываться в индифферентном отношении животных к перестройкам в климатической амплитуде, соответствующей, по крайней мере, климатической амплитуде названных высотных поясов.

Сложность реконструкции былых условий еще и в том, что она должна учитывать также ситуацию, при которой перестройка затрагивала южные районы и не касалась северных.

Еще более трудно восстановить время основных событий предложенного выше сценария, так как возраст углозуба Шренка, оцененный по молекулярным часам, значителен. Индивидуальность группировок гаплотипов в различных частях региона как будто бы служит указанием на древность описанной картины, но та же индивидуальность может рассматриваться как свидетельство недостаточности времени для перемещения популяции. Палеогеографическая история региона даже в последние 35 тыс. лет весьма сложна, и поучительный пример ее многослойного отражения в составе современной фауны и географическом распространении видов блестяще показан Назаренко (1982, 1990) на дендрофильных птицах. Поскольку современная география лесной растительности региона сложилась в течение последних 2–2.5 тыс. лет (Назаренко, 1990), постольку существует соблазн считать основные события формирования и ареала в целом и филогеографии углозуба Шренка недавними. Однако

выше обсужденная толерантность наших углозубов к климатическим перестройкам не позволяет привязаться к каким-либо временным реперам. Лишь по весьма отдаленной аналогии с птицами можно предполагать значительную разновременность формирования современного ареала углозуба Шренка: кластер I содержит в два раза меньше гаплотипов, чем кластер II.

Взаимоотношения углозубов двух видов на границе ареалов

Как отмечено выше, мы проанализировали мтДНК 167 углозубов Шренка; кроме того, Поярков и Кузьмин (2008) приводят сведения о 35 особях “приморской формы”, а Матсуи и др. (Mutsui et al., 2008) – еще о 25 (из окрестностей Хабаровска, Владивостока и из Лазовского заповедника). Все эти 227 образцов собраны на территории, в пределах которой обнаружен единственный экземпляр сибирского углозуба. Он выявлен по мтДНК от одного из 4-х углозубов из верховьев р. Красная речка (Поярков, Кузьмин, 2008; личное сообщение Пояркова), впадающей в Уссури непосредственно в Хабаровске. Аднагулов Э.В., предоставивший коллегам названных животных, любезно помог нам отловить буквально в тех же лужах (в списке мест сбора животных № 12) большую серию, все животные которой по мтДНК, как и несколько десятков кладок по форме (прямые) оказались углозубами Шренка. Уточним, что ближайшие границы ареала (и известные нам точки находок) сибирского углозуба находятся примерно в 20–25 км северо-западнее – в ЕАО, т.е. на левобережье Амура, и в 150 км на северо-восток в долине р. Анюй.

Напротив, в области распространения сибирского углозуба, выявленной нами в пределах Амурской и ЕАО и Хабаровского края (рис. 1 и несколько десятков точек сбора 2008 г.), лишь в двух местностях (обе в ЕАО), как мы писали выше, найдены несколько кладок с гаплотипами углозуба Шренка.

Все сказанное выше позволяет сделать два важных вывода. Во-первых, в пределах обследованной территории можно уверенно констатировать парапатрию ареалов обсуждаемых видов. Во-вторых, крайне редкие, точнее – единичные находки углозуба Шренка (по мтДНК) в пределах ареала сибирского углозуба и сибирского (по мтДНК) в пределах ареала углозуба Шренка свидетельствуют о слабом, но все-таки имеющем (или имевшем в прошлом) место взаимном проникновении видов на границах ареалов.

Обращает на себя внимание, что взаимопроникновение идет (или шло) вопреки таким мощным преградам как акватории Амура и Уссури, а также громадные острова (Тарабаров и Большой

Уссурийский), разделяющие правобережье Уссури и левобережье Амура; заметим, от берега Амура до окрестностей пос. Николаевка расстояние не менее 12 км.

Учитывая изменение международного статуса названных островов в ближайшее время, весной 2008 г. мы обследовали пока открытую для свободного посещения восточную часть Большого Уссурийского о-ва на предмет выявления видового состава и биотопического распределения углозубов. Острова сложены разного рода аллювием, но на них развиты и разновысотные эоловые формы рельефа, не затапливаемые даже в исключительно высокие паводки (Махинов и др., 1996). Озер с устойчивым водным режимом на старой (редко заливаемой) пойме или на более высоких уровнях мало; многочисленны озера, лежащие на низких поймах, ежегодно заливаются в паводки (Махинов и др., 1996). В канавах (и их озеровидных расширениях) мелиоративных систем есть рыба (как минимум, ротан). Быть может по этим причинам в самый разгар нереста углозубов на правобережье Уссури (углозуб Шренка) и левобережье Амура (сибирский углозуб) на Большом Уссурийском о-ве углозубы найдены не были. Обследованный остров – один из самых крупных в регионе. Он не только не способствует расселению углозубов, но оказывается препятствием. Представляется вероятным, что на более мелких островах положение с углозубами не лучше.

Поскольку острова, в том числе и крупные, препятствуют расселению углозубов, постольку находки на левом берегу Амура в окрестностях пос. Николаевка животных с мтДНК углозубов Шренка могут свидетельствовать о существовании здесь изолированной популяции. Подобная длительно существующая в равнинных условиях популяция известна для Хоккайдо (Sato, 1990). Однако возможно мы имеем дело с продолжительным существованием гибридных форм, что прояснится лишь при использовании методов анализа ядерной ДНК.

Наибольший интерес представляет анализ распространения обоих видов на хорошо прослеживаемых стыках ареалов в местностях без выраженных географических рубежей. В частности, мы выше писали, что от устьевой части долины р. Уссури до оз. Гасси (включая его), занимающего подгорную равнину, повсеместно встречен углозуб Шренка (см. рис. 1). Уже через 30 км, в долине низовий р. Анюй и далее на северо-восток по долине Амура и прилежащим предгорьям найден только сибирский углозуб. Никаких рубежей на водоразделе бассейнов оз. Гасси и низовий р. Анюй не существует, нет их и в направлении от долины Амура к Сихотэ-Алиню. Между тем, вдоль дороги, проложенной по однообразной заболоченной незаливаемой террасе от пос. Дубо-

вый мыс в сторону пос. Арсеньев, первые 6.4 км встречается только сибирский углозуб, достигающий здесь чрезвычайно высокой численности, а далее, практически без перерыва – столь же многочисленный углозуб Шренка.

Аналогичная резкая граница распространения двух видов углозубов прослежена нами на начальном участке автодороги “пос. Лидога – г. Ванино”, в предгорьях Сихотэ-Алиня. В долине Амура близ пос. Славянка и вдоль автодороги в водоемах на 12, 48 и 64 км обитает сибирский углозуб; с 64 км до 77 км подходящих водоемов не найдено, но после перерыва и далее встречены только кладки углозуба Шренка (подтверждено анализом мтДНК). 77 км автодороги находится в долине упомянутой выше р. Анюй, т.е. в низовьях реки – сибирский углозуб, на некотором удалении – углозуб Шренка.

Выявленные области контактов двух видов проходят и на подгорных равнинах, и в низкогорьях, т.е. по территориям, не имеющим выраженных географических или биотопических рубежей. Судя по распространению животных обоих видов в зоне контакта, ареалы их граничат друг с другом, но не перекрываются, что свидетельствует в пользу парапатрии.

В идеальном случае на стыке ареалов следовало бы провести детальную крупномасштабную съемку большой территории, выявить все водоемы и распределение на них кладок по видам. Поскольку определить животных по морфологии практически невозможно (как, вероятно, и отделить кладки сибирского углозуба от вероятных гибридных по форме), постольку нужно будет выполнить анализы ДНК огромной выборки. Все вместе представляет собой крайне трудоемкую, дорогостоящую, а потому мало реальную работу.

Имеющийся материал позволяет высказать предварительные суждения о характере зоны контакта и взаимоотношений животных в ней. Учитывая продолжительность жизни особей и возможность перемещения молодых углозубов Шренка на большие расстояния от мест рождения (по аналогии с сибирским углозубом – Берман, Сапожников, 1992), ширина зоны, казалось бы, может быть значительной. Однако крайняя редкость находок, вероятно, гибридных форм с мтДНК углозуба Шренка на границе с популяциями сибирского и, напротив, единственного экземпляра сибирского (см. выше) среди популяции углозуба Шренка, подчеркнем – на территориях без выраженных географических рубежей, служит свидетельством существования эффективных механизмов сдерживания экспансии обоих видов. Такие механизмы описаны для многих беспозвоночных и позвоночных животных (Заславский, 1966, 1967, 1972; Майер, 1968; Панов, 1989; Грабовский, 1995 и др.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как выяснилось в результате проведенной работы, ареал углозуба Шренка охватывает почти всю территорию юго-востока России к югу от Амура, возможно, за вычетом долины низовий Амура и севера (примерно четверть) Сихотэ-Алиня; по тихоокеанскому побережью углозуб Шренка продвигается никак не севернее низовий р. Ботча.

Вместо ожидаемой генетической однородности (по аналогии с сибирским углозубом) популяция углозуба Шренка в целом отчетливо генетически и географически структурирована на всех уровнях рассмотрения. Два кластера первого разбиения отличаются 3.0% изменчивости, и им соответствует четко выраженная географическая сегрегация. Кластеры второго порядка также в большинстве своем пространственно обособлены. Все это в совокупности служит свидетельством сложной истории формирования популяционной структуры вида. Для более полного ее понимания нужно продолжить обследование Сихотэ-Алиня, а также территории севера Кореи и северо-востока Китая. Кроме того, желательно изучить “холодный” край биотопического диапазона углозуба Шренка (и, тем самым, резистентность в отношении возможных изменений температурных условий в прошлом), для чего целесообразно выявить распространение и детальную экологию углозуба Шренка на максимальных высотах в самой холодной – северо-восточной – части Сихотэ-Алиня.

Ареалы углозуба Шренка и сибирского углозуба, будучи парапатричными, на исследованном пространстве не перекрываются. Граница между ними, вероятно, определяется биотическими отношениями, и главный аргумент в пользу этого предположения – выявленные зоны контактов на стыке ареалов двух видов располагаются на биотически однородных территориях без выраженных (или даже предполагаемых) географических рубежей. В основе поддержания границ лежат механизмы репродуктивной изоляции, и для их вскрытия необходимо привлечь методы анализа ядерной ДНК, которые позволят вскрыть и описать гибридные зоны, и, кроме того, проверить предположение о гибридной природе полиморфизма кладок.

Обращает на себя внимание и нуждается в дальнейшем изучении отчетливо выявленный территориальный консерватизм углозуба Шренка. Малое число гаплотипов, общих для двух и более обследованных точек, свидетельствующее о вялом геномном обмене, с одной стороны, и удивительная удаленность друг от друга (свыше 400 км!) некоторых из них, с другой, создают противоречивую, трудно интерпретируемую картину. В основе малой общности могут лежать две причины:

слабая подвижность животных (миграционная активность) и/или элиминация мигрантов. Признание слабой подвижности противоречит нашим представлениям, сложившимся на основе изучения экологии сибирского углозуба, согласно которым было отдано предпочтение сценарию стремительного расселения этого вида по огромной территории в голоценовый оптимум. Если углозубы (и Шренка, и сибирский) окажутся медленно расселяющимися животными, нужно будет пересмотреть модель формирования ареала сибирского углозуба, приняв, что колонизация нынешнего ареала заняла не последние несколько тысяч лет голоцена, а проходила в любой период или постепенно на протяжении срока жизни вида, т.е. примерно 490 тыс. лет (Берман и др., 2005а).

Не менее правдоподобной представляется и точка зрения о высокой миграционной активности обоих видов, но при этом надо иметь в виду, что сибирский углозуб в пределах всего ареала населяет принципиально менее насыщенные хищниками сообщества, нежели углозуб Шренка. Не будет большим допущением предположение об элиминации мигрирующих углозубов Шренка хищниками из числа водных и наземных беспозвоночных и позвоночных (змеи, мелкие млекопитающие и др.), особенно, если учесть, что основная часть мигрирующих животных всегда приходится на мелких особей – сеголеток и годовалых (Берман, Сапожников, 1992).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.Т. Тагировой за ценные консультации по экологии углозубов Приамурья, Э.В. Аднагулову и Д.К. Куренчикову за помощь по организации работ в Хабаровском крае и за предоставленный материал для анализа мтДНК углозуба Шренка; Ю.Н. Сундукову, собравшему для нас углозубов в труднодоступной местности – на горе Ольховая (Партизанский хребет, юго-восток Приморья) и А.И. Антонову за материалы из Китая, Хинганского заповедника и о-ва Чкалов. Маршруты в Приамурье и Уссурийском крае не могли быть выполнены в таком объеме без участия в них В.В. Неретина – нашего водителя, гида и друга.

Работа осуществлена при финансовой поддержке РФФИ (04-04-48187-а, 07-04-00362а, 07-04-10006-к), ДВО РАН (04-3-А-06-009, 05-Ш-Е-06-004, 06-Ш-Д-06-239, 07-Ш-Д-06-058) и Медицинской академии им. Л. Рыдыгера (ВW 59/05).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басарукин А.М., Боркин Л.Я., 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii* Dyb., на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и

- рептилий СССР и сопредельных стран. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 12–54.
- Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишичица-Шлипка Д., 2005. Генетический полиморфизм сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) в ареале и криптический вид углозуба *S. schrenckii* из Приморья // Доклады РАН. Т. 403. № 3. С. 427–429. – 2005а. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид с Юго-востока России // Зоол. журн. Т. 84. № 11. С. 1374–1388.
- Берман Д.И., Сапожников Г.П., 1992. О местах и условиях зимовки сибирских углозубов (*Hynobius keyserlingii*) в горно-лесной Субарктике Северо-Востока Азии // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 7. С. 75–86.
- Боркин Л.Я., 1994. Систематика // Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука. С. 54–80.
- Вон Хон Гу, 1971. Земноводные и пресмыкающиеся Кореи. Пхеньян. 170 с. (на корейском языке).
- Воробьева Э.И., Антипенкова Т.П., Хинчлифф Дж. Р., 1999. Особенности развития конечностей у дальневосточной популяции сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Hynobiidae, Caudata) // Докл. РАН. Т. 364. № 1. С. 130–133.
- Грабовский В.И., 1995. Зоны вторичного контакта: эффекты отбора против гибридов, ассортативности спариваний и конкуренции // Журн. общей биол. Т. 56. № 3. С. 291–309.
- Заславский В.А., 1966. Механизм изоляции и его роль в экологии двух близкородственных видов рода *Chilocorus* (Coleoptera, Coccinilidae) // Зоол. журн. Т. 45. Вып. 2. С. 203–212. – 1967. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций) // Журн. общей биол. Т. 28. № 1. С. 3–11. – 1972. Ареалы и репродуктивная изоляция у некоторых долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) // Проблемы эволюции. Т. II. Новосибирск: Наука. С. 233–243.
- Ищенко В.Т., Леденцов А.В., Година Л.Б., Кузьмин С.П., 1995. Развитие и рост // Сибирский углозуб. Экология, поведение, охрана. М.: Наука. С. 103–123.
- Коротков Ю.М., 1977. К экологии когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) в Приморском крае // Зоол. журн. Т. 56. № 8. С. 1258–1260.
- Костин А.А., 1935. Список и краткий определитель земноводных (Amphibia) Манчжурии // На Дальнем Востоке. Харбин. С. 41–57.
- Кузьмин С.Л., 1994. Ареал // Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука. С. 15–53. – 2008. О номенклатуре сибирских углозубов *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae) // Известия Самарского науч. цент. РАН. Т.10. № 2. С. 447–451.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В., 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК. 434 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В., 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 10–12.
- Литвинчук С.К., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Халтурин М.Д., Тимофеев Б.И., Джукич Г., Калезич М.Л., 2001. Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae) // Вопр. герпетологии. Пушино–Москва. С. 168–170.
- Маейр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Малярчук Б.А., Деренко М.В., Берман Д.И., Гржибовский Т., Булахова Н.А., Крюков А.П., Лейрих А.Н., 2009. Генетическая структура популяций углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*) по данным об изменчивости гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Молекуляр. биология. Т. 43. № 1. С. 53–61.
- Махинов А.Н., Ахтямов М.Х., Санаев В.М., 1996. Природа островов Большой Уссурийский и Тарабаров // Тез. науч.-практ. конф. “Гродековские чтения”. Ч. III. Хабаровск. С. 91–93.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004. М.: Товарищество научных изданий КМК. 223 с.
- Назаренко А.А., 1982. О фаунистических циклах (вымирание–расселение–вымирание) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // Журн. общей биол. Т. 43. № 6. С. 823–835. – 1990. Орнитофаунистический обмен между Южной и Северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниковый цикл // Журн. общей биол. Т. 51. №1. С. 89–106.
- Никольский А.М., 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (Herpetologia Rossica) // Зап. Имп. АН по физ.-мат. отделению, серия 8. Т. 17. № 1. 518 с.
- Осташко Н.Г., 1981. О географической изменчивости сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюз. герпетолог. конф. Л.: Наука. С. 98.
- Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.
- Поярков Н.А., Кузьмин С.Л., 2008. Филогеография сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) по данным последовательностей митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 44. № 8. С. 1089–1100.
- Сапожников Г.П., 1990. Некоторые особенности развития и роста личинок сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* // Труды ЗИН АН СССР. Т. 213. С. 75–90.
- Черничко И.А., 1982. Амфибии и рептилии // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М.: Наука. С. 191–195.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A., 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. P. 37–48.
- Kumar S., Tamura K, Nei M., 1993. MEGA, Molecular Evolutionary Genetic Analysis ver. 1.0. The Pennsylvania State University, University Park, PA 16802.
- Kuzmin S.L., Maslova I.V., 2003. The amphibians of the Russian Far East. Sofia–M.: Pensoft. 464 p.

- Litvinchuk S.N., Borkin L.J.*, 2003. Variation in number of trunk vertebrae and in count of costal grooves in salamanders of the family Hynobiidae // Contributions to Zoology. SPB Academic Publishing by the Hague. V. 72. № 4. P. 195–209.
- Matsui M., Yoshikawa N., Tominaga A., Sato T., Takenaka S. et al.*, 2008. Phylogenetic relationships of two species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 48. P. 84–93.
- Nei M.*, 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia University Press. 763 p.
- Poyarkov N.A., Kuzmin S.L., Kholodova M. V., Vorobyeva E.I.*, 2005. Phylogeography of Siberian newt, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, Hynobiidae, derived from mitochondrial DNA sequences // Abstr. of the 13th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., Bonn (Germany). P. 91.
- Saitou N., Nei M.*, 1987. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. V. 4. P. 406–425.
- Sato T.*, 1990. Temperature and velocity of water at breeding sites of *Hynobius retardatus* // Jap. J. Herpetol. V. 13. № 4. P. 131–135.
- Strauch A.*, 1870. Revision der weniger bekannten Arten dieser Familie // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. V. 16. № 4. P. 1–110.
- Zhang P., Chen Y.Q., Zhou K, Liu Y.F., Wang X.L., et al.*, 2006. Phylogeny, evolution, and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 103. P. 7360–7365.

RANGE AND GENETIC POLYMORPHISM OF *SALAMANDRELLA SCHRENCKII* (AMPHIBIA, CAUDATA, HYNOBIIDAE)

**D. I. Berman¹, M. V. Derenko¹, B. A. Malyarchuk¹, N. A. Bulakhova²,
T. Grzybowski³, A. P. Kryukov⁴, A. N. Leirikh¹**

¹*Institute for Biological Problems of the North, Far East Division, Russian Academy of Sciences, Magadan 685000, Russia*

²*Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, Tomsk 634050, Russia*

³*Institute of Forensic Medicine, Rydyger Medical Academy, Bydgoszcz 85-094, Poland*

⁴*Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Division, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia*

e-mail: aborigen@ibpn.ru

The variability of nucleotide sequences of mt DNA cytochrome *b* of *Salamandrella* from the Primorye, southern part of the Khabarovsk Territory (southern territory from the Amur River basin, except for its low reaches, and the northern Sikhote-Alin), the Amur Region and the Jewish Autonomous Region was analyzed. On this basis the area of *S. schrenckii* (Strauch 1870) covering the considerable territory of southeastern Russia, except for the valley of the low reaches of the Amur and the northern Sikhote-Alin, was determined. Instead of the expected genetic heterogeneity (by analogy with the Siberian salamander, *S. keyserlingii*), on the whole, the *S. schrenckii* population is genetically and geographically structured. From 167 tissue samples of *S. schrenckii* we have determined 62 haplotypes combined into 2 clusters (20 haplotypes in the first cluster, and 42 ones in the second; 80 and 87 specimens) with 3 and 6 subclusters, respectively. The clusters of the first division have variability of 3.0% and distinct segregation (animals of the cluster I occur only in the south and in the center of Primorye). Most of haplotype clusters of the second order is also spatially segregated. Possible paleogeographic scenarios for the formation of intrapopulation genetic structure of the species are under discussion. The boundary between two species of salamanders on the plain territories (including valley terraces of mountain rivers) is probably determined exclusively by biotopical relations.