

Гуськов Валентин Юрьевич

В 2011 г. окончил Дальневосточный федеральный университет (Академия экологии, морской биологии и биотехнологии) по кафедре клеточной биологии, после чего поступил в очную аспирантуру Биолого-почвенного института ДВО РАН по специальности «зоология». Еще студентом освоил современные методы молекулярной биологии и выполнил популяционно-генетическое исследование полевых островов зал. Петра Великого. Работает над кандидатской диссертацией по теме «Морфологическая и генетическая изменчивость бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 на Дальнем Востоке России» под руководством д.б.н. А.П. Крюкова.

Область научных интересов – современные методы молекулярной биологии, филогеография и филогения, эволюция, видообразование и систематика. Участвовал в ряде зоологических экспедиций в Сахалинской и Амурской областях, Приморском крае.

Имеет публикации в научных изданиях. Занимал призовые места на конкурсе-конференции молодых ученых БПИ ДВО РАН. Участник всероссийских и региональных конференций, а также международного симпозиума.



УДК 599.742.2:575.17(571.6)

В.Ю. ГУСЬКОВ

Генетическое разнообразие и формирование ареала бурого медведя

*Описано современное генетическое разнообразие популяций бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758) из различных частей ареала. Приведены новые сведения о генетической структуре дальневосточной популяции в сравнении с таковой на других территориях. Выдвинуты гипотезы о возможном расселении бурого медведя по территории юга Дальнего Востока.*

Ключевые слова: бурый медведь, *Ursus arctos*, филогеография, генетическое разнообразие, Дальний Восток.

Brown bear (*Ursus arctos* L., 1758) genetic and distribution. V.Yu. GUS'KOV (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok).

*The review describes the current genetic diversity of populations of brown bear (*Ursus arctos* L., 1758) from different parts of the range. We present a new data on the genetic structure of the Far East population. Also we compared the population structure on the Far East with other territories. Based on these results we hypothesized about possible spread of brown bear in the Far East area.*

Key words: brown bear, *Ursus arctos*, phylogeography, genetic diversity, Far East.

Бурый медведь (*Ursus arctos* L., 1758) – голарктический полиморфный вид с широким ареалом обитания, протянувшимся от Европы через Сибирь в Северную Америку

ГУСЬКОВ Валентин Юрьевич – аспирант (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток).
E-mail: valguskov@gmail.com

в зоне леса и лесотундры. В западной Европе из-за истребления вида человеком остались лишь небольшие изолированные его популяции в Испании, Италии, Польше, Чехословакии и более значительные – в Скандинавии, где вид охраняется. В Сибири и на п-ове Камчатка бурый медведь более обычен, на материковой территории Дальнего Востока распространен повсеместно. Он населяет также острова Шантарского архипелага, о-в Карагинский у берегов Камчатки, острова Парамушир, Итуруп и Кунашир Курильской гряды [3].

Много лет у ученых не было единого мнения о числе видов и подвидов бурого медведя. Число подвидов только для Северной Америки достигало 90. Сейчас для бурого медведя выделяют 16 подвидов [19], различающихся по размерам тела, форме головы, а также по колористическим признакам. На Дальнем Востоке отмечено четыре подвида. Для выяснения вопроса о числе видов и подвидов привлекаются не только морфологические, но и генетические данные. Но еще важнее и интереснее проследить пути становления вида и заселения им ареала, для чего изучают митохондриальную ДНК. Ее короткие кольцевые молекулы оказались очень удобным инструментом в руках молекулярных генетиков. Дело в том, что в отличие от ядерной митохондриальная ДНК присутствует в клетке многими тысячами копий, она передается по материнской линии и поэтому не рекомбинирует (т.е. не происходит обмена участками материнских хромосом с полученными от отца). Поэтому довольно легко проследить следы этих генов, изменяющихся в ряду поколений и популяций, т.е. во времени и пространстве. Этим занимается современная наука филогеография, лежащая на стыке молекулярной генетики, исторической биогеографии, эволюционной теории и зоологии. Основу исследований составляет расшифровка последовательностей ДНК, т.е. прочтение ее кода. Получив такие последовательности для многих животных, можно сопоставить их и с помощью компьютерных программ получить разнообразные реконструкции, отражающие их сходство и происхождение. Исследования митохондриальной ДНК (мтДНК) популяций бурого медведя позволили выделить на филогенетических реконструкциях некоторое число (4–7) кластеров. Эти кластеры делятся на две группы: «западную» и «восточную», которые распространены на обширной территории. Используя терминологию, предложенную в работе [7] и дополненную в работе [12], можно выделить следующие подкластеры в «восточной» линии медведей: 3a – распространенный в восточной Европе, Сибири, на Дальнем Востоке, на западе Аляски и в центральной части о-ва Хоккайдо, 3b – восток Аляски, северная Канада и восточная часть о-ва Хоккайдо; 4 – юг Канады, США и юго-западная часть о-ва Хоккайдо. «Западная» линия медведей распространена в западной Европе (кластер 1) и на Аляске (острова ABC, подкластер 2a – наиболее генетически близкие к белому медведю *Ursus maritimus* Phipps, 1774). Кроме того, к настоящему времени описаны кластеры 5 и 6 (центральная Азия) и Iг (Иран).

В Европе выявлены две линии: западноевропейская, включающая иберийскую и балканскую группы, и восточноевропейская [15]. Их обособление, вероятно, связано с разделением европейской популяции медведей плейстоценовыми ледниками и другими палеогеографическими барьерами. Предположительно это произошло около 0,85 млн лет назад. Медведи западноевропейской линии концентрировались в лесных областях Средиземноморья (иберийский и балканский рефугиумы) во время похолоданий, откуда позже расселились на север. В настоящий момент ареал бурого медведя западной Европы фрагментирован [5]. Это напрямую связано с человеческой деятельностью – вырубкой лесов и охотой [14].

Совершенно иная ситуация складывается на территории от восточной Европы до Аляски и Канады. На этом протяжении ареал бурого медведя непрерывен. Большую его часть занимают особи с гаплотипами, относящимися к подкластеру 3a. Но генетические особенности медведей даже на данном участке ареала изучены фрагментарно. Так, европейские исследователи зачастую ограничивались обследованием «своей» части ареала, лишь немного углубляясь в сторону Урала [13, 17]. При этом большая часть таких исследований направлена на изучение формирования популяций бурого медведя на территории Европы

в постплейстоценовый период. Популяции Дальнего Востока России оказались почти не обследованными.

Большой интерес исследователей привлекает Аляска, где при изучении генетического разнообразия выявлено наличие трех групп [7]. При обзоре распределения на территории Аляски и западной Канады образцов, относящихся к различным генетическим группам, обнаруживается волновая структура. То есть особи, обитающие у самой восточной границы ареала, несут наиболее древние гаплотипы. Чем дальше на запад, тем реже встречается данный тип, и ему на смену приходят новые, эволюционно более молодые гаплотипы. Это может означать, что медведь вселялся на Аляску в несколько этапов, и вероятнее всего современное распределение обнаруженных генетических групп отражает историю заселения Аляски бурым медведем [16].

На Дальнем Востоке в генетическом отношении наиболее изучен о-в Хоккайдо (Япония). Здесь также выявлено наличие трех аллопатрических групп – А, В и С [8–11, 18]. Каждая группа характеризуется специфическим набором гаплотипов мтДНК. Эти группы соотносятся с описанными в работе [7] подкластерами 3а, 3б и 4. Причем границы ареалов указанных генетических групп авторы обрисовывают практически точно. Группа С обитает на юго-западе острова, группа В населяет восточную его часть, а группа А – северную и центральную части. Наличие этих трех групп обнаружено с помощью молекулярно-генетического анализа и позже подтверждено морфологическими данными [1].

Поскольку похожая картина наблюдалась на Аляске, можно предположить наличие общих черт в историческом расселении бурого медведя на о-ве Хоккайдо и п-ове Аляска. Отталкиваясь от филогенетических реконструкций, можно предположить, что первыми на остров проникли особи с гаплотипами из группы С (кластер 4), последними – особи группы А (подкластер 3а), которые переселились с Сахалина в конце плейстоцена. На Аляску особи подкластера 3а проникли через Берингов мост. Но генетически группировки медведей Аляски и Хоккайдо дифференцируются слабо по сравнению с евразийскими континентальными популяциями [9].

Данные находки свидетельствуют о том, что бурый медведь группы 3а, вероятно, расселялся из северных и центральных областей ареала к южной и западной перифериям. Это могло быть результатом демографических событий (например, рост плотности популяции) и палеогеографических факторов, поэтому нынешние краевые популяции были вытеснены из центральной части ареала последующими волнами заселения [4, 10, 11]. Для проверки данной гипотезы мы обследовали ближайшие к Хоккайдо территории Приморского края, о-ва Сахалин и Курильских островов, остающиеся в генетическом аспекте «белым пятном». Нами собрано значительное число образцов тканей бурых медведей с территорий Приморского и Хабаровского краев, Амурской и Магаданской областей (рис. 1). Основное внимание уделено генетическому разнообразию бурого медведя на

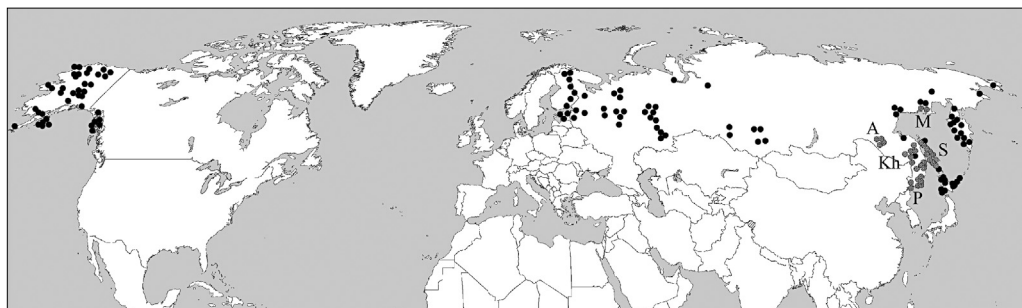


Рис. 1. Карта исследованного материала по различным данным [2, 6, 16 и др.]. Черным цветом отмечены образцы, взятые из GenBank/NCBI, серым – собственные сборы. А – Амурская область (n = 4), М – Магаданская область (n = 2), Kh – Хабаровский край (n = 6), P – Приморский край (n = 21), S – Сахалин (n = 12)

южных границах ареала. Большая часть образцов приходится на юг российского Дальнего Востока, в частности на Приморский край.

Отправной точкой для работы стали данные, наиболее полно показывающие генетическое разнообразие бурого медведя на большом участке ареала [6]. В указанной работе изучена значительная часть евразийской популяции бурого медведя, используется достаточно большое количество образцов, исследуются длинные последовательности митохондриального генома. К собственным образцам мы добавили последовательности, опубликованные в GenBank/NCBI другими авторами, чтобы наиболее полно охватить ареал обитания бурого медведя и проследить его генетическое разнообразие на обширной территории. На основе секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК – популярного маркера в подобных исследованиях – мы получили интересные результаты.

Впервые для 45 образцов бурого медведя с юга Дальнего Востока получены последовательности гена цитохрома *b* мтДНК длиной 1140 пар нуклеотидов. По этим данным рассчитаны коэффициенты сходства и индексы разнообразия. На основе этих последовательностей созданы филогенетические реконструкции (деревья и сети) (рис. 2).

Анализ показал, что в Приморском крае обитают особи бурого медведя, несущие гаплотипы, схожие с таковыми одной из групп с Хоккайдо и Аляски (3b), хотя большинство медведей в Приморье обладают гаплотипом, широко распространенным в Евразии (3a). Ранее на материковой части евразийского ареала такие гаплотипы обнаружены не были.

Эта редкая находка частично проясняет пути расселения бурого медведя в плейстоценовый период и дает более широкую картину генетического разнообразия евразийской материковой популяции.

Можно предположить, что ранее особи с гаплотипом 3b были распространены на обширной территории. В дальнейшем вследствие изменения условий среды обитания медведям пришлось приспосабливаться, и тогда произошла смена типа главенствующего гаплотипа. Появились особи, несущие новую генетическую форму. Будучи более приспособленными, они смогли расселиться на обширной территории современного ареала, а численность особей со «старым» типом гаплотипов резко снизилась. Они остались только в местах плейстоценовых рефугиумов.

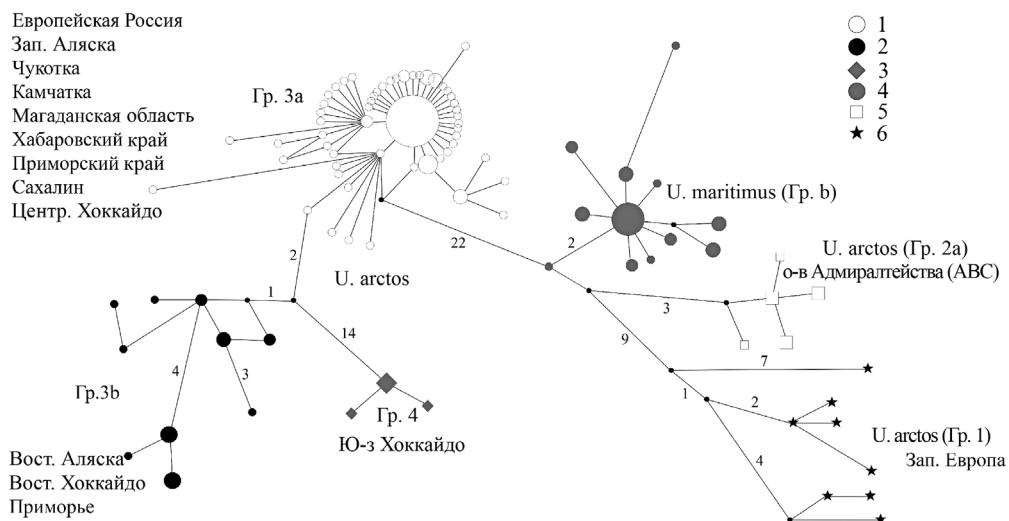


Рис. 2. МР филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя, полученная на основе данных секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК. На ветвях указано количество нуклеотидных замен. 1 – группа гаплотипов 3a, 2 – группа 3b, 3 – группа 4, 4 – группа 2b (*Ursus maritimus* – белый медведь), 5 – группа 2a, 6 – группа 1. Даны обозначения географических регионов, особи из которых вошли в группы

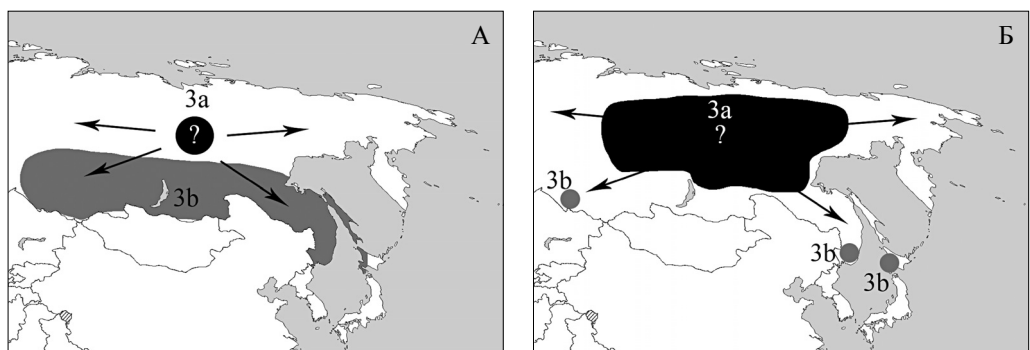


Рис. 3. Карта возможных путей расселения бурого медведя. А – возможное распространение гаплотипов группы 3b и давление со стороны новых вселенцев 3a, Б – более позднее распространение гаплотипов группы 3a и остаточные рефугиумы гаплотипов 3b

Вероятнее всего, на юге Дальнего Востока в позднем плейстоцене и был такой рефугиум, где особи со «старым» типом гаплотипов спасались от неблагоприятных воздействий среды. Позже они подверглись давлению со стороны вновь пришедшей волны особей «новым» типом – 3a, что и сформировало современные границы ареалов. Примечательно, что на территориях Приморского края и Аляски данные типы гаплотипов перемешиваются немного сильнее, чем у особей с Хоккайдо. Японские исследователи проводят границы обитания различных генетических форм медведя практически точно. Но для Аляски и Приморья это сделать весьма затруднительно, так как здесь формы 3a и 3b распределены более диффузно и зона перекрывания их ареалов намного больше, чем на Хоккайдо.

Еще одной интересной особенностью Дальневосточного региона является то, что на о-ве Сахалин найдены следы только последней из волн заселения. Возможно, другие не обнаружены из-за недостатка материала, поэтому стоит более тщательно исследовать популяции бурого медведя на о-ве Сахалин. По мнению многих ученых, заселение животными о-ва Хоккайдо шло через сухопутный мост с Сахалином. Это подтверждается распределением генетических групп бурого медведя на о-ве Хоккайдо и южных Курилах и его отсутствием на южных японских островах. Возможно, что изучение генетического разнообразия и палеонтологических находок на о-ве Сахалин может дать ответы на вопросы относительно расселения бурых медведей.

Гипотеза о плейстоценовых рефугиумах, в которых «пережидали» неблагоприятные периоды медведи с гаплотипами 3b, имеет еще одно подтверждение. В Томской области обнаружены особи бурого медведя, несущие гаплотип, схожий с таковым одной из групп с о-ва Хоккайдо [2]. На основании этих данных можно сделать предположение о наличии в недавнем прошлом обширного ареала обитания медведей с гаплотипами группы 3b (рис. 3). Данное утверждение – лишь гипотеза; более тщательное изучение юга Дальнего Востока и Сибири в генетическом и палеонтологическом аспектах может пролить свет на распространение бурых медведей с гаплотипами группы 3b.

Кроме того, судя по отсутствию гаплотипов группы 3b на западной части ареала, можно сделать вывод о том, что медведи данной генетической группы появились на азиатской части ареала. То есть центр ее происхождения мог находиться в районе Сибири и Дальнего Востока.

Дальнейшие исследования этого региона могут дать более четкую картину генетического разнообразия и предоставить новые данные о заселении бурым медведем островов западной части Тихого океана и материковых областей востока России.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю. Краниметрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, Carnivora) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2009. Т. 313, № 2. С. 119–142.
2. Саломашкина В.В., Холодова М.В., Тютеньков О.Ю., Москвитина Н.С., Ерохин Н.Г. Новые данные о филогеографии и генетическом разнообразии бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 северо-восточной Евразии (анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК) // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 1. С. 1–10.
3. Юдин В.Г. Особенности морфологии бурого медведя Дальнего Востока // Медведи в СССР / ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. Новосибирск: Наука, 1991. С. 219–232.
4. Barnes I., Matheus P., Shapiro B., Jensen D., Cooper A. Dynamics of Pleistocene population extinctions in Beringian brown bears // Science. 2002. Vol. 295. P. 2267–2270.
5. Davison J., Ho S.Y.W., Bray S.C., Korsten M., Tammeleht E., Hindrikson M., Ostbye K., Ostbye E., Lauritzen S.-E., Austin J., Cooper A., Saarma U. Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species // Quat. Sci. Rev. 2011. Vol. 30. P. 418–430.
6. Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J., Pahn B., Vulla E., Roht M., Tumanov I.L., Kojola I., Andersone-Lilley Z., Ozolins J., Pilot M., Mertzani Y., Giannakopoulos A., Vorobiev A.A., Markov N.I., Saveljev A.P., Lyapunova E.A., Abramov A.V., Männil P., Valdmann H., Pazetnov S.V., Pazetnov V.S., Rõkov A.M., Saarma U. Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: a general demographic model for mammals? // Mol. Ecol. 2009. Vol. 18. P. 1963–1979.
7. Leonard J.A., Wayne R.K., Cooper A. Population genetics of Ice Age brown bears // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97. P. 1651–1654.
8. Masuda R., Amano T., Ono H. Ancient DNA Analysis of brown bear (*Ursus arctos*) remains from the archeological site of Rebun Island, Hokkaido, Japan // Zool. Sci. 2001. Vol. 18(5). P. 741–751.
9. Masuda R., Murata K., Aiurzaniin A., Yoshida M.C. Phylogenetic status of brown bears *Ursus arctos* of Asia: a preliminary result inferred from mitochondrial DNA control region sequences // Hereditas. 1998. Vol. 128. P. 277–280.
10. Matsuhashi T., Masuda R., Mano T., Yoshida M.C. Microevolution of the mitochondrial DNA control region in the Japanese brown bear (*Ursus arctos*) population // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16. P. 676–684.
11. Matsuhashi T., Masuda R., Mano T., Murata K., Aiurzaniin A. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear *Ursus arctos* // Zool. Sci. 2001. Vol. 18. P. 1137–1143.
12. Miller C.R., Waits L.P., Joyce P. Phylogeography and mitochondrial diversity of extirpated brown bear (*Ursus arctos*) populations in the contiguous United States and Mexico // Mol. Ecol. 2006. Vol. 15. P. 4477–4485.
13. Saarma U., Ho S.Y.W., Pybus O.G., Kaljuste M., Tumanov I.L., Kojola I., Vorobiev A.A., Markov N.I., Saveljev A.P., Valdmann H., Lyapunova E.A., Abramov A.V., Männil P., Korsten M., Vulla E., Pazetnov S.V., Pazetnov V.S., Putschkovskiy S.V., Rõkov A.M. Mitogenetic structure of brown bears (*Ursus arctos* L.) in northeastern Europe and a new time frame for the formation of European brown bear lineages // Mol. Ecol. 2007. Vol. 16. P. 401–413.
14. Servheen C. Status and conservation of the bears of the world // Int. Conf. Bear Res. Man. Monograph. N 2. 1990. 34 p.
15. Taberlet P., Bouvet J. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe // Proc. R. Soc. London, Ser. B. 1994. Vol. 255. P. 195–200.
16. Talbot S.L., Shields G.F. Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae // Mol. Phylogenet. Evol. 1996. Vol. 5. P. 477–494.
17. Tammeleht E., Remm J., Korsten M., Davison J., Tumanov I., Saveljev A., Männil P., Kojola I., Saarma U. Genetic structure in large, continuous mammal populations: the example of brown bears in northwestern Eurasia // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19, iss. 24. P. 5359–5370.
18. Tsuruga H., Mano T., Yamanaka M. Estimate of genetic variation in Hokkaido brown bears (*Ursus arctos yesoensis*) by DNA fingerprinting // Jpn J. Vet. Res. 1994. Vol. 42(3–4). P. 127–136.
19. Wilson D. E., Reeder D.A. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference / 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. 2142 p.