

РОЛЬ ИНВАЗИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ДОМОВОЙ МЫШИ *MUS MUSCULUS* НЕКОТОРЫХ ТЕРРИТОРИЙ РОССИИ И БЛИЖНЕГО ЗАРУБЕЖЬЯ

© 2016 Мальцев А.Н.^{1*}, Стахеев В.В.^{2**}, Котенкова Е.В.¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071

² Институт аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону, 344006

E-mail: * aleks.maltcev@gmail.com, ** stvaleriy@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.05.2014

Исследована роль инвазий в формировании филогеографической структуры синантропного вида домовая мышь *Mus musculus*, проанализированы предполагаемые пути расселения по некоторым территориям России и ближнего зарубежья. По данным полиморфизма контрольного региона (Д-петля) мтДНК проведена оценка генетической изменчивости подвидов и популяций *M. musculus*. Полученные данные свидетельствуют о существовании трёх филогенетических линий, обитающих на территории России и ближнего зарубежья: первую составляют домовые мыши из зоны гибридизации в Закавказье и *M. t. musculus* из г. Москвы; вторая включает домовых мышей юга европейской части России и юга Западной Сибири; в третью вошли популяции *M. t. musculus* из Восточной Европы. Инвазии оказали влияние на неоднородность филогеографической структуры *M. musculus*. Ни один из анализируемых нами подвидов (*M. t. musculus*, *M. t. wagneri*, *M. t. gansuensis*) не образовал единой филогруппы. Вероятно, это обусловлено гибридизацией между разными парапатрическими таксонами домовых мышей, как на видовом, так и внутривидовом уровнях.

Ключевые слова: инвазии, домовая мышь, *M. musculus*, филогеографическая структура, мтДНК.

Введение

Домовые мыши надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* являются наиболее широко распространёнными и вездесущими инвазионными млекопитающими после человека [Lowe et al., 2000; Khlyap et al., 2010; Khlyap, Warshavskiy, 2010]. Это обусловлено переходом к синантропному образу жизни, который позволил стремительно заселить большие пространства. По мнению ряда авторов [Tchernov, 1984, 1991 a, b, 1993; Auffray et al., 1990; Cucchi et al., 2005; Kotenkova, Maltsev, 2012], неолитическая революция – то есть рождение нового образа жизни человека, основанного на сельском хозяйстве и земледелии, является

ключевым фактором в эволюции домовая мыши. Однако к настоящему времени многие аспекты взаимосвязи развития сельского хозяйства в истории человека с динамикой формирования синантропии и инвазий этого вида остаются недостаточно изученными [Cucchi, Vigne, 2006; Cucchi et al., 2012].

В последние два десятилетия широкое распространение получила такая область исследований как филогеография, основанная на принципах и процессах, охватывающих географическое распределение генеалогических линий как внутри одного, так и среди близкородственных видов [Avice, 2000]. Использование филогеографического подхода позволяет дополнить пробелы в истории

расселения таксонов *M. musculus* s. l. Наиболее изученным является *M. domesticus* [Gündüz et al., 2005; Rajabi-Maham et al., 2008; Bonhomme et al., 2011; Jones et al., 2011], синантропный вид, широко расселившийся по земному шару с человеком. Его ареал охватывает Западную Европу, часть Африки, Австралию, Северную и Южную Америку, юго-западную и западную части Азии и многие острова. Несколько хуже исследован *M. castaneus* [Rajabi-Maham et al., 2012; Jing et al., 2014], распространённый в Юго-Восточной Азии. Населяющий Восточную Европу и большую часть Азии *Mus musculus* изучен не столь детально. Филогеографической структуре и расселению с использованием генетических, в том числе и молекулярно-генетических методов, посвящены лишь отдельные работы [Prager et al., 1996; Yonekawa et al., 2003; Macholán et al., 2012; Suzuki et al., 2013], а европейская часть ареала в пределах России практически не исследована. В некоторых публикациях рассмотрена подвидовая структура этого политипического вида, в состав которого входят несколько достаточно хорошо диагностируемых по морфологическим и цитогенетическим признакам подвидов [Лавренченко, 1994а; Якименко и др., 2003; Коробицина, Якименко, 2004]. Авторы выделяют до 5 разных внутривидовых генетических форм *M. musculus* предположительно подвидового статуса [Коробицина, Якименко, 2004; Спиридонова и др., 2004, 2008 а, б, 2011]. Из них на территории России обитают: *M. m. musculus*, *M. m. gansuensis*, *M. m. wagneri*, которые были объектами нашего исследования. Показано, что гибридизация форм разного таксономического статуса (видов, подвидов) имела существенное значение в эволюционной судьбе синантропных таксонов в результате непреднамеренных инвазий с человеком [Mezhzherin et al., 1998; Котенкова, 2000, 2002; Якименко и др., 2003;

Фрисман, 2008; Спиридонова и др., 2011; Спиридонова, 2014].

В Закавказье находится обширная зона естественной гибридизации *musculus-domesticus* [Межжерин, Котенкова, 1989; Милишников и др., 1990; Mezhzherin, Kotenkova, 1992; Межжерин и др., 1994; Mezhzherin et al., 1998], сформировавшаяся, по всей видимости, как при расселении предковых форм *M. musculus* и *M. domesticus*, так и в более поздний период в результате непреднамеренных инвазий этих видов при завозе людьми [Милишников, 2004; Милишников и др., 2004; Cucchi et al., 2013].

Задачи исследования состояли в анализе путей расселения синантропного вида *M. musculus* по некоторым территориям России и ближнего зарубежья. Кроме того, мы попытались рассмотреть роль инвазий в формировании филогеографической структуры *M. musculus*, а также проанализировать генетическую изменчивость популяций и подвидов, входящих в состав исследуемого вида.

Материал и методика

Материалом для генетического анализа были 72 особи домашних мышей, отловленных с помощью живоловок в 9 регионах России, Молдовы, Армении и Казахстана, также зверьки из «живой» коллекции, содержащиеся в виварии Научно-экспериментальной базы «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Помимо них в работе при построении филогенетического дерева использованы последовательности гомологичных участков контрольного региона Д-петли мтДНК *M. domesticus* из Европы из базы данных Genbank/NCBI. Координаты мест отлова и количество исследованных особей, представлены в таблице 1.

Выделение ДНК. Выделение тотальной ДНК осуществляли с использованием солевого метода [Aljanabi, Martinez, 1997] из фиксированных 95%-м спиртом тканей

Таблица 1. Места сбора материала и номера гаплотипов *M. musculus*, *M. domesticus*, включённые в генетический анализ

Номер популяции	Форма	N	Место отлова	Координаты	№№ гаплотипов	№ в Генбанке, автор
1	<i>M. m. musculus</i>	2	г. Санкт-Петербург	59°52' с.ш. 30°17' в.д.	371	KR866314
2	<i>M. m. musculus</i>	9	г. Москва	55°44' с.ш. 37°45' в.д.	48, 107, 108	KR866311-13
3	<i>M. m. musculus</i>	9	с. Тормосин, Цимлянские пески (Волгоградская обл.)	48°10' с.ш. 42°41' в.д.	87, 88, 89, 91, 92, 93, 94	KR866321-26
4	<i>M. m. musculus</i>	5	г. Кишинёв (Молдова)	47°8' с.ш. 28°51' в.д.	70, 72, 73, 74, 75	KR866316-20
5	<i>M. m. musculus</i>	11	г. Ишим (Тюменская область)	56°7' с.ш. 69°30' в.д.	12, 13, 14, 15, 18, 20	KR866338-42
6	<i>M. musculus</i> Ч <i>M. domesticus</i>	12	г. Ереван (Армения)	40°10' с.ш. 44°31' в.д.	103, 112, 120, 147, 233, 240, 304	KR866331-37
7	<i>M. m. wagneri</i> *	9	Окрестности г. Астрахани	46°20' с.ш. 48°0' в.д.	1, 2, 3, 8	KR866327-30
8	<i>M. m. wagneri</i>	1	г. Павлодар (Казахстан)	52°18' с.ш. 77°1' в.д.	012	KR866315
9	<i>M. m. gansuensis</i>	14	с. Нижний Цасучей (Забайкальский край)	50°30' с.ш. 115°7' в.д.	23, 25, 31, 32, 33	KR866343-47
10	<i>M. domesticus</i>	1	Тронхейм (Норвегия)	63°21' с.ш. 10°23' в.д.	2	U47431 [Prager et al., 1993]
11	<i>M. domesticus</i>	1	Восточный Гольштейн (Германия)	54°9' с.ш. 10°51' в.д.	3	U47432 [Prager et al., 1993]

*Отловлены недалеко от места первоописания подвида [Eversmann, 1848].

(хвост, сердце). Количество ДНК в образце определяли путём сравнения с ДНК фага лямбда известной концентрации методом горизонтального электрофореза в 0.8%-м агарозном геле в трис-ЭДТА-боратном буфере.

ПЦР, секвенирование и очистка мтДНК. Участок контрольного региона (Д-петля) мтДНК был амплифицирован в термоциклере

Genamp 9700 (Applied Biosystems) с использованием прямого Mtlloop3F: 5'-CACCACCAGCACCCAAAGCT-3' и обратного праймеров Mtlloop2R: 5'-AGCATTTTCAGTGCTTTGCT-3', локализованных в позициях 15 378 и 41 последовательности домовых мышей линии C57BL/6J [Bayona-Bafaluy et al., 2003]. Амплификацию проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей

1 мкл тотальной ДНК по 1 мкл 10 мМ каждого праймера, 0.2 мкл 100 мМ MgCl₂, 2 мкл 15 мМ 10 Ч Taq буфера (“СибЭнзим”, г. Новосибирск), 2 мкл 8 мМ смеси dNTPs, 0.2 ед. Taq-полимеразы (“СибЭнзим”, г. Новосибирск) и деонизированную воду. Амплификации состояли из начальных 5 мин денатурации (94°C), 35 циклов амплификации (94°C – 15 с, 55°C – 30 с, 72°C – 1 мин) и достройки цепей (72°C – 7 мин). Продукты амплификации очищали на колонках (#KR-011, Омникс, Россия).

Секвенирование проведено в лаборатории молекулярной систематики (Зоологический институт, г. Санкт-Петербург) на секвенаторе Applied Biosystems 3130 Genetic Analyzer с использованием набора BigDye (R) Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (согласно инструкциям производителя).

С использованием вышеперечисленных методологических подходов были определены первичные нуклеотидные последовательности контрольного региона мтДНК у 72 особей домашних мышей.

Анализ нуклеотидных последовательностей и филогенетические построения.

Выравнивание последовательностей производилось с помощью программы Bioedit v.7.0.5.3 [Hall, 1999]. Для множественного выравнивания последовательностей была использована программа CLASTAL W [Thompson et. al, 1994], интегрированная в пакет Bioedit.

Для реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами мтДНК было построено дерево с помощью Байесовского анализа в программе MrBayes версии 3.1.2 [Ronquist, Huelsenbeck, 2003] с использованием модели GTR (General Time и процедуры «gamma distributed rates across sites»). Для выбора подходящей модели нуклеотидных замен последовательности тестировали в программе JModeltest, v.0.1.1 [Posada, Crandall, 1998]. Программа MrBayes использует метод Monte Carlo, применяя сцепленные цепи

Маркова (MCMCMC). В программе использовали 6 цепей (пять «горячих» и одну «холодную»), 500 тысяч генераций и 20% от генерированных деревьев.

Параметры модели нуклеотидных замещений и длин ветвей были использованы для построения консенсусного филогенетического дерева и получения оценок апостериорной вероятности его ветвлений.

Количество полиморфных сайтов (S), нуклеотидное (π) и гаплотипическое разнообразие (h) рассчитывали в программе DNAsp, v.5.10 [Rozas et al., 2003]. Расчёт количества замен проводился с помощью программы Arlequin 3.5.1.2 [Excoffier et al., 2005].

Для учёта других генетических процессов в популяциях (обмен генов, горизонтальный перенос, рекомбинации и т. д.), также отображающих эволюционные отношения между последовательностями, были использованы филогенетические сети. Программа Splits Tree4 [Huson, Bryant, 2006] использована для построения split network, изображающую в недихотомической форме родство гаплотипов с некорректирующей Р дистанцией NeighborNet. Для построения медианной сети применялся алгоритм MJ (Median-Joining) (программа Network v.4.6.0.6) [Bandelt et al., 1999].

Степень дивергенции мтДНК оценивалась с помощью р-дистанции, которая соответствует среднему расстоянию от предкового гаплотипа по всем производным гаплотипам в программе MEGA 4, используя алгоритм K2P.

Результаты и обсуждение

Генетическое разнообразие.

В 72 последовательностях 978 пн контрольного региона (Д-петли) мтДНК идентифицировано 39 гаплотипов (табл. 2). Все гаплотипы были депонированы в GenBank/NCBI под соответствующими номерами (табл. 1). Количество сайтов без пробелов (делеций) составило 848.

Таблица 2. Молекулярно-генетическая изменчивость форм домовых мышей, основанная на анализе 978 пар оснований контрольного региона мтДНК популяций *M. musculus*

Место отлова	Форма	n	H	S	h	$\pi(*100)$	k	Замены			Инсерции + делеции (Indel)
								Всего	Транзиции	Трансверсии	
г. Москва	<i>M. m. musculus</i>	9	3	14	0.417±0.2	0.50±0.002	4.3	14	10	4	81
с. Тормосин, Цимлянские пески (Волгоградская область)	<i>M. m. musculus</i>	9	7	17	0.92±0.09	0.73±0.134	6.3	18	11	7	80
г. Кишинёв (Молдова)	<i>M. m. musculus</i>	5	5	16	1.0±0.126	0.98±0.196	9.0	17	8	9	81
г. Ишим (Тюменская область)	<i>M. m. musculus</i>	11	6	7	0.873±0.07	0.18±0.04	1.7	7	1	6	6
г. Ереван (Армения)	<i>M. musculus</i> Ч <i>M. domesticus</i>	12	7	11	0.773±0.13	0.28±0.09	2.4	11	2	9	2
Окрестности г. Астрахани	<i>M. m. wagneri</i>	9	4	13	0.58±0.18	0.396±0.16	3.4	13	10	3	5
с. Нижний Цасучей (Забайкальский край)	<i>M. m. gansuensis</i>	14	5	9	0.703±0.1	0.32±0.056	2.71	9	6	3	79
Все регионы	Все	69 ¹	37 ¹	87	0.94±0.003	0.82±0.04	6.96	89	48	41	334

Примечания: размер выборки (n), количество гаплотипов (H), количество вариабельных сайтов (S), гаплотипическая изменчивость (h), среднее количество нуклеотидных различий (k), нуклеотидная изменчивость (π)*.

¹ Три последовательности и два гаплотипа (г. Санкт-Петербург, г. Павлодар) не включены в таблицу, поскольку недостаточно данных для статистического анализа.

Всего обнаружено 87 полиморфных сайтов и два консервативных участка в позициях 371-679 и 681-732. Общее количество замен составило 89, из них 48 транзиций и 41 трансверсия при количестве 334 InDel (инсерции+делеции) (табл. 2). Следует отметить крупную делецию, встречающуюся в 65 образцах всех популяций, длиной 88 пн. В 7 образцах из 4 популяций (Цимлянские пески, г. Москва, г. Кишинёв, Забайкальский край), характеризующихся к тому же большим количеством вариабельных сайтов, идентифицирована вставка 89 пн. Среднее соотношение нуклеотидов в последовательностях составило: A = 0.344, T/U = 0.291, C = 0.255, G = 0.11 (табл. 2).

Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие. Максимальные значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия отмечены в популяциях *M. t. musculus* из Цимлянских песков и г. Кишинёва (табл. 2). Высокие значения этих характеристик, с одной стороны, могут означать, что популяции стабильны и в течение длительного времени поддерживают высокую численность, с другой, – что в их состав входят особи из нескольких ранее изолированных популяций [Avisé, 2000]. С нашей точки зрения, в данном случае больше подходит второе объяснение. Следующие факты свидетельствуют в пользу гибридного происхождения особей из данных популяций. Морфологические признаки домашних мышей этих выборок несколько отличаются от таковых, характерных для подвида *M. t. musculus*. У мышей из г. Кишинёва отмечены более тёмная окраска шерстного покрова и отсутствие выраженной границы или слабый переход в окраске спины и брюха, что характерно для другого синантропного таксона – *M. domesticus* [Межжерин, 1994]. Ранее было установлено, что у синантропных таксонов домашних мышей по морфологическим признакам возможна надёжная диагностика

гибридов [Kraft, 1984/1985; Межжерин, Котенкова, 1989; Милишников и др., 1990; Mezhzherin, Kotenkova, 1992; Якименко и др., 2003; Коробицина, Якименко, 2004]. Кроме того, показано, что домовые мыши из Кишинёва были носителями двух разных групп t-гаплотипов: t^{w73} и t^{wPa-1} [Мазин и др., 1987]. Представители t^{w73} группы обнаружены лишь в генофонде *M. musculus* [Дёмин, Мазин, 1984, 1985]. Гаплотип t^{wPa-1} характерен для *M. domesticus*. Появление таких сложных t-гаплотипов требует присутствия в популяции носителей гаплотипов разных групп комплементации. Поскольку *M. musculus* отличается крайним однообразием T-комплекса [Мазин, 1988], такие условия могут возникать лишь на границах ареала и/или в районах, где идёт или шла раньше гибридизация с другими синантропными таксонами домашних мышей [Мазин и др., 1987]. Эти факты дают возможность предположить наличие в популяции г. Кишинёва генов *M. domesticus*, появившихся в результате случайных инвазий домашних мышей из Западной Европы и их ограниченной гибридизации с *M. musculus*. В выборке из Цимлянских песков несколько особей по морфологическим признакам были близки к подвиду *M. t. wagneri*. Представители подвида *M. t. wagneri* в отличие от *M. t. musculus* характеризуются более коротким хвостом, палево-бурой окраской спины, коричнево-рыжими боками и белым брюхом [Огнёв, Гептнер, 1929; Marshall, 1998]. Следует учитывать и тот факт, что домовые мыши из Цимлянских песков (с. Тормосин) отловлены в районе, где проходит предполагаемая граница ареалов между подвидами *M. t. musculus* и *M. t. wagneri*. Помимо высоких значений гаплотипического и нуклеотидного разнообразия у домашних мышей Цимлянских песков и г. Кишинёва отмечены и самые высокие значения вариабельных сайтов и количества замен из всех

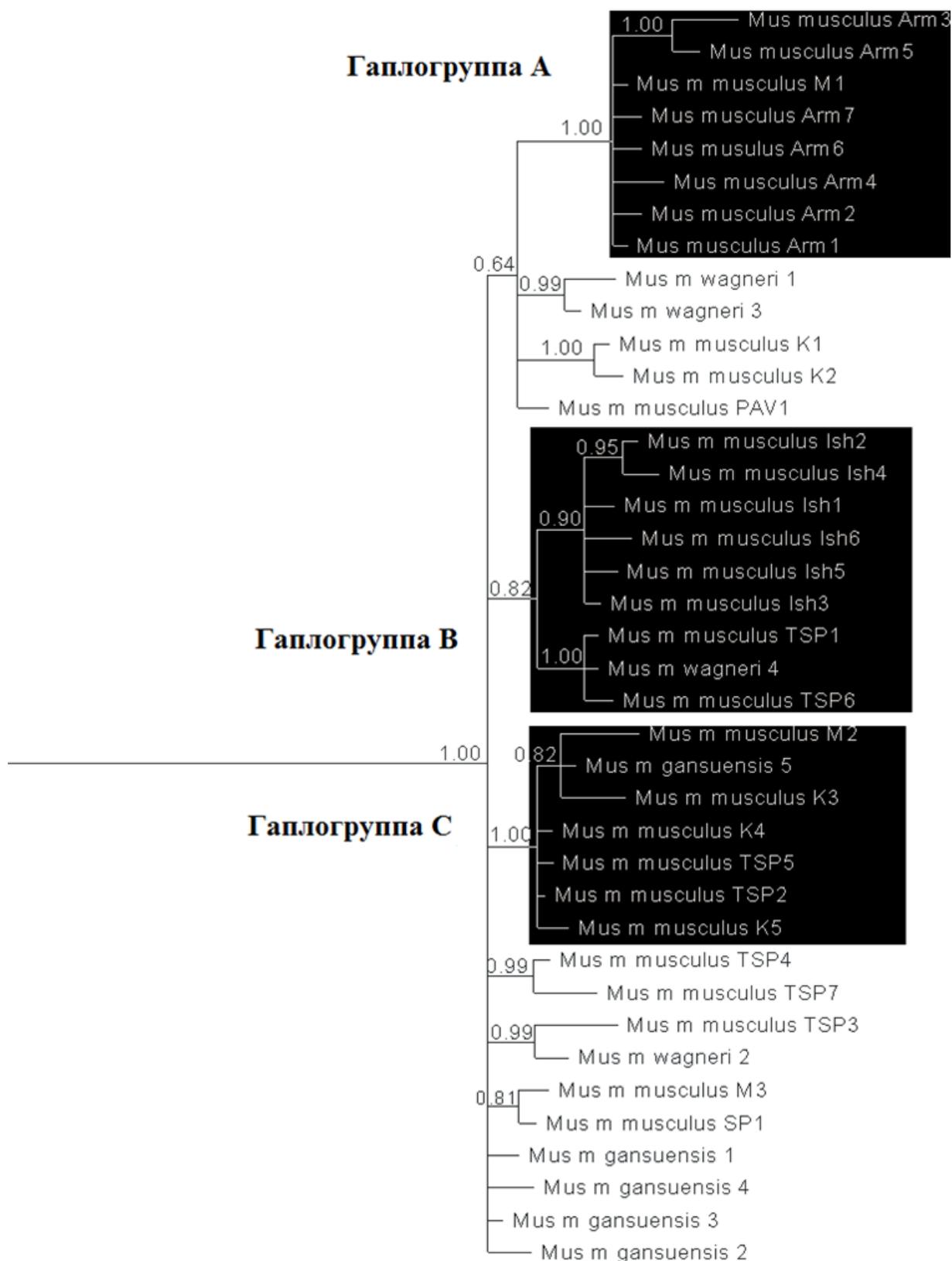
исследованных выборок, что вместе с другими показателями может свидетельствовать в пользу их высокой генетической изменчивости. Иная картина наблюдается в выборках домовых мышей *M. t. musculus* (г. Ишим), *M. t. gansuensis* (Южное Забайкалье) и выборке из зоны гибридизации (Закавказье, Армения). Во всех было зарегистрировано высокое генное разнообразие (H) и низкая нуклеотидная изменчивость (π). Что касается выборки из г. Еревана (то есть из центра обширной зоны гибридизации Закавказья), то следует отметить, что ранее по данным аллозимной изменчивости было показано высокое генное разнообразие закавказских популяций [Межжерин и др., 1994; Mezhzherin et al., 1998] и присутствие в них аллелей, характерных для *M. musculus* и *M. domesticus*. Впоследствии в популяциях домовых мышей Закавказья были найдены предковые аллели, которые ранее выявлены в популяциях из предполагаемого центра происхождения синантропных домовых мышей (Северная Индия) [Милишников, 2004; Милишников и др., 2004]. Возможно, выявленное нами высокое генное разнообразие в выборке домовых мышей из г. Еревана связано с гибридизацией предковых и ныне живущих форм домовых мышей, завезённых в этот регион людьми.

В остальных популяциях (*M. t. wagneri*, окрестности г. Астрахани, и *M. t. musculus*, г. Москва) генное разнообразие и нуклеотидная изменчивость характеризовались средними значениями.

Анализ структуры филогенетических деревьев и сетей. На байесовском дереве (рис. 1) все гаплотипы отделяются от внешней группы (*M. domesticus*) с высокой поддержкой (100%), что свидетельствует о наличии у них мтДНК *M. musculus* и о генетическом единстве разных форм *M. musculus*. На филогенетическом дереве (рис. 1) выделяются три гаплогруппы (А, В и С).

Гаплогруппа А, объединяющая все исследованные гаплотипы из Армении (г. Ереван) и один гаплотип из г. Москвы, имеет наибольшую длину ветвей и вероятностную поддержку (1.00) (рис. 1). По-видимому, совместная кластеризация выборок из популяций г. Москвы и Закавказья не случайна. Несмотря на несомненное гибридное происхождение домовых мышей из Армении [Межжерин, Котенкова, 1989; Милишников и др., 1990, 2004; Mezhzherin, Kotenkova, 1992], которые несут гены как минимум двух таксонов (*M. musculus* и *M. domesticus*), домовые мыши из г. Еревана обладают мтДНК *M. musculus*. В более ранних исследованиях на основании анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК домовых мышей [Prager et al., 1996, 1998; Orth et al., 2002] выявлено присутствие в популяциях Грузии мт-гаплотипов как *domesticus*, так и *musculus*-типов. По другим данным [Boissinot, Boursot, 1997], гаплотипы из Грузии и Армении близки или идентичны таковым *M. musculus* из Центральной России (г. Москва) и Прибалтики (Латвия, г. Рига), что согласуется с нашими приведёнными выше данными. Это подтверждает и р-дистанция нуклеотидных различий домовых мышей из Армении от *M. t. musculus* (г. Москва), составляющая 0.3%. Принимая во внимание наследование мтДНК по материнской линии [Avice et al., 1987], мы выдвинули гипотезы, объясняющие данный феномен. Первая из них касается истории расселения домовых мышей по территории Евразии в соответствии с гипотетической моделью, предложенной французскими исследователями [Boursot et al., 1996; Guénet, Bonhomme, 2003], вторая учитывает данные отечественных авторов по анализу зоны гибридизации Закавказья [Котенкова, 2002; Милишников, 2004; Милишников и др., 2004].

Итак, заселение Закавказья уже дивергировавшими от *M. domesticus* и *M. castaneus* представителями



- *Mus domesticus* U47432

— *Mus domesticus* U47431 gb

0.1

Рис. 1. Байесовское консенсусное дерево для 39 гаплотипов мтДНК (Д-петля) *M. musculus* [Мальцев, Баженов, 2013]. Последовательности *M. domesticus* взяты из Генбанка в качестве внешней группы. Условные обозначения гаплотипов: Arm – г. Ереван; Ish – г. Ишим; К – г. Кишинёв; М – г. Москва; PAV – г. Павлодар; TSP – Цимлянские пески; SP – г. Санкт-Петербург.

M. musculus возможно происходило с юга-востока Прикаспийской низменности [Boursot et al., 1996; Guénet, Bonhomme, 2003]. Здесь расселяющаяся линия *M. musculus* разделилась. Одна группа мышей двинулась на северо-запад Восточной Европы, другая, обогнув Каспийское море, достигла Кавказа и проникла на территорию Закавказья вдоль побережья. Этот сценарий может объяснять филогенетическое родство домовых мышей из Закавказья и Центра Европейской части России, а также Восточной Европы, и, таким образом, полученные нами данные – попадание гаплотипов выборки мышей из г. Еревана и г. Москвы в одну филогруппу.

По-видимому, домовые мыши *M. musculus*, проникшие в Закавказье и принимавшие участие в формировании зоны гибридизации, отделились от той же предковой ветви, что и заселившие Восточную Европу.

Возможно и другое объяснение полученных результатов. Как уже отмечалось выше, ранее в закавказских популяциях были обнаружены предковые аллели, характерные для домовых мышей, расселяющихся из предполагаемого центра происхождения синантропных таксонов надвида *Mus musculus* s. l. [Милишников, 2004; Милишников и др., 2004]. Высказано предположение, что в Закавказье могла заселиться недифференцированная форма домовых мышей [Котенкова, 2002; Милишников и др., 2004], и лишь позже туда проникли дивергировавшие *M. musculus* и *M. domesticus*, которые скрещивались как друг с другом, так и с предковой формой, образовав сложную по генетической структуре обширную зону гибридизации. Таким образом, домовые мыши Закавказья и г. Москвы могли сохранить предковые аллели и мтДНК *M. musculus*, что и привело к их выделению в единую филогруппу. Напомним, что заселение домовыми мышами территории Закавказья шло не только с севера, но и с юга. С Ближнего

Востока двигалась линия *M. domesticus*, причём она разделилась: одна группа распространялась по Средиземноморью, другая проникла в Закавказье. Ряд палеонтологических находок показывает, что *M. domesticus* колонизировала данный регион около 5–6 тысяч лет назад в период неолита [Cucchi et al., 2013]. Заселение Закавказья разными формами мышей с юга и севера оказало существенное влияние на формирование генетической структуры обширной зоны гибридизации в Закавказье [Котенкова, 2002; Милишников, 2004; Милишников и др., 2004].

Ранее показано, что в узкой европейской зоне гибридизации скрещивания происходят направленно: самец *domesticus* – самка *musculus*, а не наоборот [Vanlerberghe et al., 1986, 1988]. Если гибридизация в Закавказье шла по этому же сценарию, то, учитывая передачу мтДНК по материнской линии, этим может быть обусловлено наследование мтДНК *M. musculus* в Закавказских популяциях синантропных домовых мышей. В проведённых нами экспериментальных скрещиваниях между представителями домовых мышей из г. Еревана и г. Москвы была обнаружена асимметрия, выраженная в редукции семенников и пониженной фертильности гибридов F₁, полученных от скрещивания самок из гибридной популяции Закавказья и самцов *M. m. musculus* из г. Москвы [Мальцев, 2010; Maltcev, 2011].

Гаплогруппа В состоит из двух подгрупп, одна из которых содержит только гаплотипы *M. m. musculus* из г. Ишима (Западная Сибирь), другая имеет неоднородный состав и включает один гаплотип *M. m. wagneri* и два *M. m. musculus* (с. Тормосин, Волгоградская область) (рис. 1). Филогенетическая близость разных групп домовых мышей в данной гаплогруппе может быть связана как с гибридизацией разных форм, так и с особенностями их расселения по территории Восточной Европы и Сибири. Так, основателями

населения домовых мышей г. Ишима могли стать зверьки, привезённые из некоторых территорий современной Волгоградской области. Объединение гаплотипа *M. t. wagneri* с двумя гаплотипами *M. t. musculus* из с. Тормосин может быть обусловлено гибридизацией двух этих подвидов, а филогенетическое родство с гаплотипами *M. t. musculus* из г. Ишима со случайными инвазиями домовых мышей *M. t. musculus* из Волгоградской области в Западную Сибирь.

Гаплогруппа С выделяется на филогенетическом дереве с высокой поддержкой (рис. 1). Она объединяет гаплотипы из разных популяций *M. t. musculus*, обитающих в Восточной Европе (г. Кишинёв, г. Москва, Волгоградская область), а также гаплотип *M. t. gansuensis*. Попадание гаплотипа *gansuensis* в данную группу может быть связано с гибридизацией подвидов *M. t. musculus* и *M. t. gansuensis*, о чём неоднократно сообщалось ранее [Спиридонова и др., 2008б, 2011]. Представители *M. t. musculus* могли проникнуть в Южное Забайкалье с севера Забайкальского региона. Филогенетическая близость гаплотипа *gansuensis* может объясняться проникновением домовых мышей из европейской части России в регион обитания *M. t. gansuensis*. Перемещение синантропных домовых мышей на большие расстояния вместе с человеком отмечено многими исследователями, как на основании прямых наблюдений [Кучерук, 1994], так и генетических исследований [Спиридонова и др., 2008 а, б, 2011]. Так, ранее в популяции *M. t. musculus*, обитающей в Кабардино-Балкарии, обнаружили домовую мышь с RAPD-маркером, характерным для *M. t. gansuensis* [Спиридонова и др., 2008б]. Объединение гаплотипов, принадлежащих популяциям *M. t. musculus* из разных частей Восточной Европы: г. Кишинёв, г. Москва, Волгоградская область, можно объяснить расселением исходно

одной группы домовых мышей по территории обширного региона.

Объединение гаплотипов мышей из азиатской и европейской частей России в разные филогруппы в наших исследованиях согласуется с результатами одной из последних работ, посвящённых истории расселения домовых мышей *M. musculus* в северной Евразии [Suzuki et al., 2013]. В этой работе, также основанной на изучении полиморфизма мтДНК (цитохрома *b*, контрольного региона), было показано существование разных филогенетических линий на территории Восточной Европы и Азии, что может характеризовать разные пути заселения этих регионов домовыми мышами. По данным авторов, территория азиатской части России заселялась, скорее всего, одной группой домовых мышей.

Гаплотипы подвидов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* не образовали единых филогрупп на филогенетическом дереве и чаще располагались среди гаплотипов, относящихся к разным популяциям *M. t. musculus*. На байесовском дереве большинство гаплотипов *gansuensis* выделились как уникальные и расположились в базальной его части, за исключением одного, который присоединился к гаплотипам *M. t. musculus* из Восточной Европы (рис. 1). Ранее была показана широкая гибридизация *M. t. gansuensis* с другими таксонами домовых мышей в Прибайкалье и Приморье [Якименко и др., 2003; Спиридонова и др., 2008а, 2011]. Генетическая дивергенция по р-дистанции гаплотипов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* от *M. t. musculus* (г. Москва) была сходной – 1.0%.

Филогенетические сети, построенные с помощью разных методов (рис. 2, 3), также демонстрируют разделение гаплотипов на три группы, в значительной степени сходные по составу входящих в них гаплотипов с филогруппами байесовского дерева. На медианной сети (рис. 2) прослеживаются дихотомические связи между группами

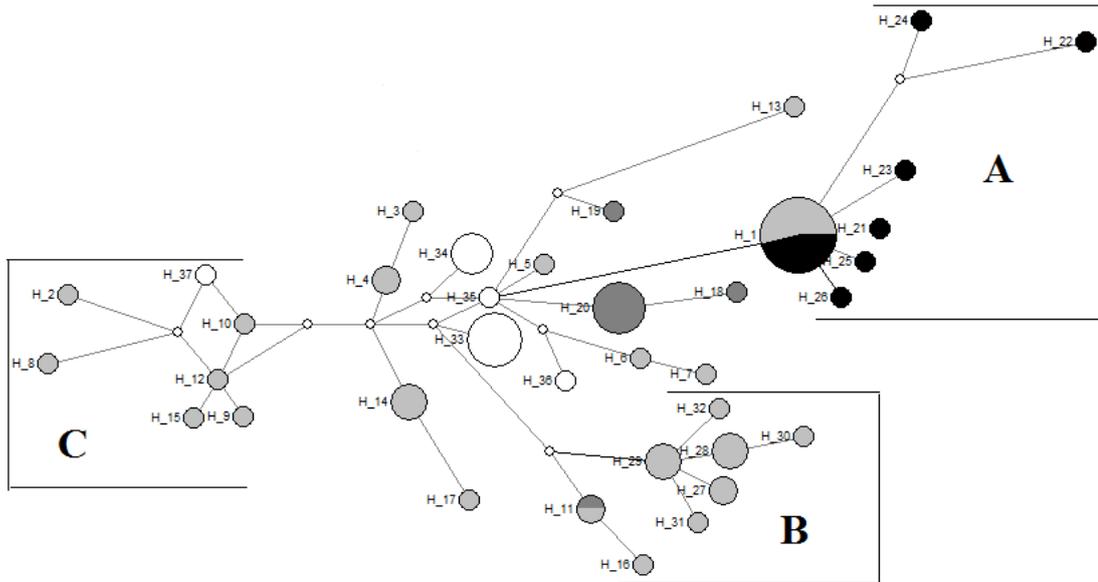


Рис. 2. Медианная сеть (Median-Joining), построенная в результате анализа 72 последовательностей мтДНК (Д-петля) *M. musculus*. (Размер кружков на рисунке прямо пропорционален числу входящих в них последовательностей.)

● – *M. musculus* x *M. domesticus* (г. Ереван).

● – *M. t. musculus*. H_1, 2, 3, 8 (г. Москва); H_27–32 (г. Ишим); H_11–17 (с. Тормосин); H_6, 7, 9, 10 (г. Кишинёв); H_4 (г. Санкт-Петербург); H_5 (г. Павлодар).

● – *M. t. wagneri* (окрестности г. Астрахани).

○ – *M. t. gansuensis* (с. Н. Цасучей).

○ – точки ветвления медианных векторов.

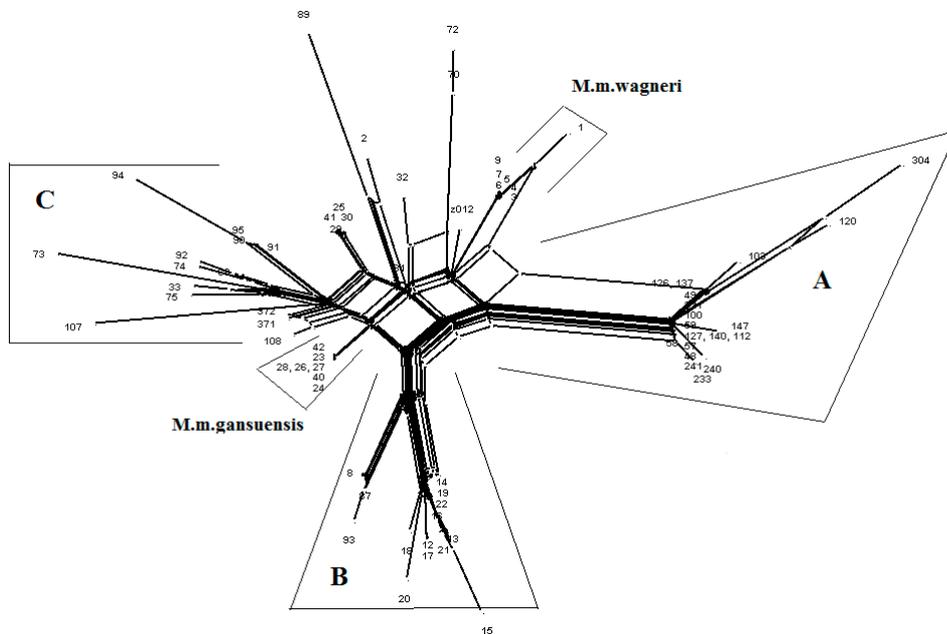


Рис. 3. Филогенетическая сеть NeighbourNet для 72 последовательностей мтДНК (Д-петля) *M. musculus*.

Номера последовательностей: 1–9 *M. t. wagneri*; 12–22 *M. t. musculus* г. Ишим; 23–33, 40–42 *M. t. gansuensis*; 48, 49, 57–59, 107, 108, 140, 321 *M. t. musculus* г. Москва; 70, 72–76 *M. t. musculus* г. Кишинев; 87–95 *M. t. musculus* Волгоградская область; 100, 103, 112, 120, 126, 127, 137, 147, 233, 240, 241, 304 *M. t. musculus* Ч *M. t. domesticus*; 371–372 *M. t. musculus* г. Санкт-Петербург; z012 *M. t. musculus* г. Павлодар.

А и В и параллельные линии, что, вероятно, указывает на возникновение мутаций в идентичных нуклеотидных позициях.

Группа С включает особей из разных популяций и характеризуется альтернативными связями, которые могли возникнуть в результате параллельных и повторных мутаций. Так, в центре группы С (рис. 2) виден ромб, куда входят три гаплотипа из трёх разных популяций. Возможно, в последовательностях этих линий параллельно и повторно происходили одинаковые мутации в аналогичных позициях. Группы последовательностей А, В и С (рис. 2) полностью повторяют топологию ветвления гаплотипов гаплогрупп на филогенетическом дереве (рис. 1). Как и на нём, выделение группы А выражено наиболее отчётливо. Это видно и на филогенетической сети split network, построенной с помощью метода NeighborNet (рис. 3). Данная сеть имеет звездообразную структуру, разделённую на три ствола. Первый ствол образует группу А, последовательности в которой соединяют параллельные линии. Это указывает на то, что в данной группе, объединяющей две популяции (Закавказье, г. Москва) независимо в каждой из них могли происходить сходные мутации, приведшие к дивергенции этой группы. Группа В также образует единый ствол, но имеющий бифуркацию в середине на две ветви. В каждую из ветвей входят гаплотипы из разных популяций *M. t. musculus* с юга европейской части России (окрестности г. Астрахани, с. Тормосин) и Западной Сибири (г. Ишим). По-видимому, ранее данные популяции составляли единую группу, которая разделилась на две линии в процессе расселения и географической изоляции.

Группа С образует ствол, от которого отходят разнонаправленные линии, включающие последовательности нескольких популяций *M. musculus*

(г. Кишинёв, г. Москва, г. Санкт-Петербург, Волгоградская область, Забайкалье). Структура линий этой группы на сети может свидетельствовать о том, что последовательности происходят от нескольких популяций, то есть о её гибридном происхождении. На это указывают и высокие значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия популяций, входящих в состав этой группы (табл. 2). Кроме того, как уже указывалось выше, данные морфологического анализа показывают, что все особи из г. Кишинёва, г. Санкт-Петербурга, Цимлянских песков отличались по морфологическим признакам от типичных *M. musculus*. В двух первых точках были обнаружены морфологические особенности, характерные как для *M. musculus*, так и *M. domesticus*.

Относительно подвидов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* следует отметить, что в отличие от топологии филогрупп байесовского дерева, в сети split network *wagneri* и *gansuensis* образуют небольшие ветви (рис. 3), отделённые от всех последовательностей, но недостаточное количество данных не позволяет выделить эти подвиды в отдельные группы.

Заключение

Эволюционную историю ныне синантропных таксонов домашних мышей можно разделить на два периода [Kotenkova, Maltzev, 2012]. Первый из них начался после дифференциации этих таксонов, последовавшей за их расселением из центра возникновения в Северной Индии [Boursot et al., 1996] и продолжался до становления синантропного образа жизни. Второй тесно связан с историей человека, поскольку представители *M. musculus* и *M. domesticus*, благодаря уникальному набору экологических, физиологических и этологических адаптаций, стали настоящими синантропными видами, то есть смогли не только обитать в постройках человека, но и расселяться

с ним по всей территории земного шара [Котенкова, Мунтяну, 2007]. Именно это привело к существенному значению непреднамеренных инвазий в эволюционной судьбе этих грызунов. Начало второго периода, по всей видимости, связано с натуфийской культурой, которая характеризуется резким скачком в истории человечества, а именно, переходом от жизни в пещерах к постройке настоящих жилищ, к раннему земледелию и скотоводству. Примерный возраст этой культуры – 10 тысяч лет до н.э. [Auffray et al., 1988; Лавренченко, 1994б].

С помощью филогеографического подхода, использованного в данной работе, показано существование трёх филогенетических групп *M. musculus*, населяющих территорию России и ближнего зарубежья. Первую из них составляют домовые мыши из зоны гибридизации Закавказья. Они характеризуются наибольшей генетической дивергенцией от других гаплогрупп по данным р-дистанции, высоким генным разнообразием и относительно большим количеством трансверсий. Полученные нами данные подтверждают заселение Закавказья линией *M. musculus* (или её предковой формой), родственной домовым мышам Восточной Европы. Во вторую филогенетическую линию, разделённую на две подгруппы, входят домовые мыши, обитающие в Цимлянских песках и на юге Западной Сибири (г. Ишим). Третья группа образована представителями популяций *M. t. musculus*, распространёнными в разных частях Восточной Европы: по нашим данным, от г. Кишинёва на западе до Дона на востоке и до г. Санкт-Петербурга на севере. Сузуки с соавторами [Suzuki et al., 2013] выделяют несколько филогенетических линий *Mus musculus* (Mus-1a, b, c, Mus-2). Для сравнения наших данных с результатами этих авторов мы построили байесовское дерево, включив в него гаплотипы из Генбанка (GenBank\NCBI), депонированные

Сузуки с соавторами [Suzuki et al., 2013] для России и некоторых прилегающих территорий (дерево в данной работе не приводится). На этом дереве мыши из г. Ишима вошли в одну филогруппу с гаплотипами из городов Новосибирска, Иркутска, Комсомольска-на-Амуре из работы Сузуки с соавт. [Suzuki et al., 2013]. Это свидетельствует в пользу колонизации этой обширной части Сибири одной филогенетической линией домовых мышей, расселяющейся по Транссибирской и Байкало-Амурской железнодорожным магистралям. Образцы домовых мышей авторов [Suzuki et al., 2013] из городов Москвы, Астрахани и Кишинёва и наши из тех же точек относятся к разным филогруппам. Удивляет тот факт, что единственный гаплотип из г. Москвы и несколько гаплотипов из г. Томска принадлежат к мтДНК *M. domesticus* и попадают в одну из филогрупп этого вида. Это противоречит всем имеющимся данным, полученным разными методами [Межжерин, Котенкова, 1989; Mezghzerin, Kotenkova, 1992; Милишников, 1994], поскольку все исследованные до сих пор выборки из г. Москвы относились к *M. musculus*. Наши результаты существенно расширяют представления о филогеографии *M. musculus* на территории России и ближнего зарубежья по сравнению с другими исследованиями [Geraldès et al., 2008; Bonhomme et al., 2011; Macholán et al., 2012; Suzuki et al., 2013; Jing et al., 2014]. Филогеографическая структура *M. musculus* согласно нашим данным оказалась неоднородной. Это характерно и для других таксонов домовых мышей [Geraldès et al., 2008; Rajabi-Maham et al., 2008, 2012; Jones et al., 2011; Bonhomme et al., 2011; Macholán et al., 2012; Rajabi-Maham, Katouzian, 2013; Suzuki et al., 2013; Jing et al., 2014]. Так, ни один из анализируемых нами подвидов *M. musculus* не образовал единой филогруппы. Вероятно, это обусловлено гибридизацией, возникающей в

результате постоянных случайных инвазий домовых мышей разных таксонов, происходящих в результате их перемещений с людьми. В итоге представители одного таксона оказываются в пределах ареала другого, что приводит к их скрещиванию как на видовом, так и внутривидовом уровнях, что уже обсуждалось целым рядом авторов [Котенкова, 2000, 2002; Спиридонова, 2005; Спиридонова и др., 2008б, 2011]. Об этом свидетельствует высокая нуклеотидная и гаплотипическая изменчивость, а также морфологические особенности домовых мышей некоторых популяций. Наши данные подтверждают существенную роль инвазий в формировании генетической структуры популяций разных форм и зон гибридизации. Следствием широкомасштабной гибридизации может быть «дедифференциация» синантропных таксонов, на что указывал ряд отечественных авторов [Котенкова, 2000, 2002; Якименко и др., 2003; Kotenkova, 2004; Спиридонова и др., 2008б, 2011].

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта президента РФ № МК-3909.2015.4. Авторы выражают благодарность Абрамсон Н.И., Родченковой Е.Н., Костыгову А.Ю., Бодрову С.Ю., Петровой Т.В., за предоставленную возможность проведения исследований в лаборатории молекулярной систематики Зоологического института Российской Академии Наук, а также за помощь в проведении исследований.

Литература

- Дёмин Ю.С., Мазин С.М. Обнаружение и анализ t-гаплотипов в городской популяции домовых мышей (*Mus musculus* L.) // Доклады АН СССР. 1984. Т. 277. № 6. С. 1476–1478.
- Дёмин Ю.С., Мазин С.М. Обнаружение и анализ t-гаплотипов в генофонде домовых мышей (*Mus musculus*) на территории Литвы // Доклады АН СССР. 1985. Т. 285. № 3. С. 704–705.
- Коробицина К.В., Якименко Л.В. Роль и место *wagneri*-подобных форм домовых мышей (Rodentia, Muridae) в фауне России и сопредельных стран // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, вып. 8. С. 1081–1030.
- Котенкова Е.В. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s. l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2000. 55 с.
- Котенкова Е.В. Гибридизация синантропных видов домовых мышей и её роль в эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 6. С. 580–593.
- Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 525–539.
- Кучерук В.В. Ареал домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato // В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 56–61.
- Лавренченко Л.А. Анализ краниометрических признаков домовых мышей *Mus musculus sensu lato* (Rodentia, Muridae): многомерный подход // Зоологический журнал. 1994а. Т. 73, вып. 7, 8. С. 169–178.
- Лавренченко Л.А. Палеонтология и зооархеология // В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994б. С. 9–13.

- Мазин С.М. Распространение t-гаплотипов по ареалу домашней мыши (*Mus musculus* s. str.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 21 с.
- Мазин С.М., Котенкова Е.В., Орлов В.Н. Обнаружение сложного t-гаплотипа в генофонде синантропной популяции *Mus musculus* Кишинёва // Доклады АН СССР. 1987. Т. 297. № 3. С. 715–717.
- Мальцев А.Н. Оценка фертильности самцов домашних мышей из зоны гибридизации в Закавказье // Материалы конференции «Целостность вида у млекопитающих. Изолирующие барьеры и гибридизация». М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 57.
- Мальцев А.Н., Баженов Ю.А. Филогеография домашней мыши *Mus musculus* на территории России и Ближнего Зарубежья и роль инвазий // Электронное периодическое издание ЮФУ «Живые и биокосные системы». 2013. № 5 // URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-5/article-11>. Проверено 15.12.2015 г.
- Межжерин С.В. Биохимическая систематика // В кн.: Домашняя мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 27–36.
- Межжерин С.В., Котенкова Е.В. Генетическое маркирование подвидов домашних мышей фауны СССР // Доклады АН СССР. 1989. Т. 304. № 5. С. 1272–1275.
- Межжерин С. В., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г. Гибридные зоны // В кн.: Домашняя мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 37–50.
- Милишников А.Н. Внутривидовой генетический полиморфизм // В кн.: Домашняя мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1994. С. 116–140.
- Милишников А.Н. Разграничение древнего и эволюционно-нового полиморфизма в популяциях надвидового комплекса домашних мышей *Mus musculus* sensu lato // Доклады Академии наук. 2004. Т. 397. № 2. С. 281–285.
- Милишников А.Н., Лавренченко Л.А., Лебедев В.С. Происхождение домашних мышей Закавказья (надвидовой комплекс *Mus musculus*). Новый взгляд на пути их расселения и эволюцию // Генетика. 2004. Т. 40. № 9. 1234–1250.
- Милишников А.Н., Лавренченко Л.А., Рафиев А.Н., Орлов В.Н. Высокий уровень интрогрессии генов *Mus domesticus* в популяции мыши *Mus musculus* s. str. Закавказья // Доклады АН СССР. 1990. Т. 311. № 3. С. 764–768.
- Огнёв С.И., Гептнер В.Г. Род *Mus* // Млекопитающие Среднего Копет-Дага и прилегающей равнины / Труды научно-исследовательского института зоологии. М.: МГУ, 1929. Т. 3, вып. 1. С. 92–98.
- Спиридонова Л.Н. Молекулярно-генетические аспекты естественной гибридизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Биол.-почв. ин-т ДВО РАН. Владивосток, 2005. 23 с.
- Спиридонова Л.Н. Интрогрессия маркеров ядерной и митохондриальной ДНК *Mus musculus musculus* в аборигенные популяции мышей Средней Азии (*M. m. wagneri*) и юга Сибири (*M. m. gansuensis*) // Молекулярная биология. 2014. Т. 48. № 1. С. 89–98.
- Спиридонова Л.Н., Киселёв К.В., Коробицина К.В. Несогласованность распространения маркеров разных систем наследования (я-, мтДНК и хромосомы) в надвидовом комплексе *Mus musculus* как следствие обширной гибридизации в Приморье // Генетика. 2011. Т. 47. №1. С. 115–125.

- Спиридонова Л.Н., Коробицина К.В., Якименко Л.В., Богданов А.С. Генетическая дифференциация подвидов домового мыши *Mus musculus* и их таксономические взаимоотношения: данные RAPD-PCR анализа // Генетика. 2008а. Т. 44. № 6. С. 841–849.
- Спиридонова Л.Н., Коробицина К.В., Якименко Л.В., Богданов А.С. Генетическое разнообразие домового мыши *Mus musculus* и географическое распределение её подвидоспецифических RAPD-маркеров на территории России // Генетика. 2008б. Т. 44. № 5. С. 674–685.
- Спиридонова Л.Н., Челомина Г.Н., Мориваки К., Йонекава Х., Богданов А.С. Генетическое и таксономическое разнообразие домовых мышей азиатской части бывшего СССР // Генетика. 2004. Т. 40. №10. С. 1378–1388.
- Фрисман Л.В. Видообразование и систематика грызунов (Rodentia: Sciuridae, Cricetidae, Muridae) по данным аллозимного анализа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Биол.-почв. ин-т ДВО РАН. Владивосток, 2008. 35 с.
- Якименко Л.В., Коробицина К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Йонекава Х. Цитогенетика и систематика домовых мышей России и прилегающих стран // В сб.: Проблемы эволюции / Под ред. А.П. Крюкова, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 62–89.
- Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCR based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. V. 25. P. 4692–4693.
- Auffray J.-C., Tchernov E., Nevo E. Origine du commensalisme de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-a-vis de l'homme // Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, Sciences de la vie. 1988. V. 307. P. 517–522.
- Auffray J.-C., Vanlerberghe F., Britton-Davidian J. The house mouse progression in Eurasia: a palaeontological and archaeozoological approach // Biological Journal of the Linnean Society. 1990. V. 41. Issue 1–3. P. 13–25.
- Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000. 484 p.
- Avise J.C., Arnold J., Ball R. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Annual Review of Ecology and Systematics. 1987. V. 18. P. 489–522.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology Evolution. 1999. V. 16. P. 37–48.
- Bayona-Bafaluy M.P., Acin-Perez R., Mullikin J.C., Park J.S., Moreno-Loshuertos R., Hu P., Perez-Martos A., Fernandez-Silva P., Bai Y., Enriquez A. Revisiting the mouse mitochondrial DNA sequence // Nucleic Acids Research. 2003. V. 31. P. 5349–5355.
- Boissinot S., Boursot P. Discordant phylogeographic patterns between the Y chromosome and mitochondrial DNA in the house mouse: selection on the Y chromosome? // Genetics. 1997. V. 146. P. 1019–1034.
- Bonhomme F., Orth A., Cucchi T., Rajabi-Maham H., Catalan J., Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J. Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization // Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences. 2011. V. 278. P. 1034–1043.
- Boursot P., Din W., Anand R., Darviche D., Dod B., Deimling von F., Talwar G.P., Bonhomme F. Origin and radiation of the house mouse: mitochondrial DNA phylogeny // Journal of Evolutionary Biology. 1996. V. 9. P. 391–415.
- Cucchi T., Auffray J.C., Vigne J.D. History of house mouse synanthropy and dispersal in the Near East and Europe: a zooarchaeological insight // In: Evolution of the House Mouse / Eds. M. Macholán,

- S.J.E. Baird, P. Munclinger, J. Pialek. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. P. 65–93.
- Cucchi T., Kovács E.Z., Berthon R., Orth A., Bonhomme F., Evin A., Siahsarvie R., Darvish J., Bakhshaliyev V., Marro A. On the trail of Neolithic mice and men towards Transcaucasia: zooarchaeological clues from Nakhchivan (Azerbaijan) // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2013. V. 108. P. 917–928.
- Cucchi T., Vigne J.D. Origin and diffusion of the house mouse in the Mediterranean // *Human Evolution*. 2006. V. 21. P. 95–106.
- Cucchi T., Vigne J.D., Auffray J.-C. First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz and Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2005. V. 84. P. 429–445.
- Eversmann E. Einige Beiträge zur Mammalogie und Ornithologie des Russischen Reichs // *Bulletin of the Natural History Society of Moscow*. 1848. V. 1. P. 186–227.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin, version 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // *Evolutionary Bioinformatics Online*. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Geraldes A., Basset P., Gibson B., Smith K.L., Harr B., Yu H.-T., Bulatova N., Ziv Y., Nachman M.W. Inferring the history of speciation in house mice from autosomal, X-linked, Y-linked and mitochondrial genes // *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. P. 5349–5363.
- Guénet J.-L., Bonhomme F. Wild mice: an ever-increasing contribution to a popular mammalian model // *Trends in Genetics*. 2003. V. 19. № 1. P. 24–31.
- Gündüz I., Rambau R.V., Tez C., Searle J.B. Mitochondrial DNA variation in the western house mouse (*Mus musculus domesticus*) close to its site of origin: studies in Turkey // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2005. V. 84. P. 473–485.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Research*. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // *Molecular biology and evolution*. 2006. V. 23. P. 254–267.
- Jing M., Yu H.-T., Bi X., Lai Y.-C., Jiang W., Huang L. Phylogeography of Chinese house mice (*Mus musculus musculus/castaneus*): distribution, routes of colonization and geographic regions of hybridization // *Molecular Ecology*. 2014. V. 23. P. 4387–4405.
- Jones E.P., Jyhannesdyttir F., Гьндүз I., Richards M.B., Searle J.B. The expansion of the house mouse into north-western Europe // *Journal of Zoology*. 2011. V. 283. P. 257–268.
- Khlyap L.A., Warshavskiy A.A. Synanthropic and agrophilic rodents as invasive alien mammals // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. V. 1, № 4. P. 301–312.
- Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavsky A.A. Biological Invasions on Russian Territory: Mammals // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. V. 1, № 2. P. 127–140.
- Kotenkova E.V. Hybrid zones of house mice of genus *Mus* in Russia and neighboring countries: role of hybridization in evolution of commensal taxa // *Russian Journal of Theriology*. 2004. V. 3. № 1. P. 25–32.
- Kotenkova E.V., Maltsev A.N. The role of invasions in evolution of commensal taxa of *Mus musculus sensu lato* species group // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2012. V. 3. № 3. P. 230–234.
- Kraft R. Merkmale und Verbreitung der Hausmaus *Mus musculus musculus* L., 1758, und *Mus musculus domesticus* Ruty, 1772 (Rodentia, Muridae) in Bayern //

- Zeitschrift für Säugetierkunde. 1984/85. V. 32. P. 1–12.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species Database (Электронный документ) // Invasive Species Specialist Group (ISSG). 2000. // (<http://www.issg.org/database/species/search.asp?st=100ss>). Проверено 17.09.2010.
- Macholán M., Vyskočilová-Mrkvicová M., Bejček B., Šťastný K. Mitochondrial DNA sequence variation and evolution of Old World house mice (*Mus musculus*) // Folia Zoology. 2012. V. 61. P. 284–307.
- Maltcev A.N. Evaluation of fertility in males of the house mice from the Transcaucasian hybrid zone // 7th International Congress of Systematic and Evolutionary Biology «Biosystematics». Abstracts / Eds. T. Borsch, P. Giere, J. Hoffmann, R. Jahn, C. Lühne, B. Nordt, M. Ohl. Berlin: Published by Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahem, 2011. P. 239.
- Marshall J.T. Identification and scientific names of Eurasian house mice and their European allies, subgenus *Mus* (Rodentia: Muridae). Springfield: Virginia, 1998. 80 p.
- Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V. Biochemical systematics of house mice from the Central palearctic region // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. 1992. V. 30. P. 180–188.
- Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V., Mikhailenko A.G. The house mice, *Mus musculus* s. l., hybrid zone of Transcaucasus // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1998. V. 63. P. 154–168.
- Orth A.L., Auffray J.-C., Bonhomme F. Two deeply divergent mitochondrial clades in the wild mouse *Mus macedonicus* reveal multiple glacial refuges south of Caucasus // Heredity. 2002. V. 89. P. 353–357.
- Posada D., Crandall K.A. ModelTest: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. V. 14. P. 817–818.
- Prager E.M., Orrego C., Sage R.D. Genetic variation and phylogeography of central Asian and other house mice, including a major new mitochondrial lineage in Yemen // Genetics. 1998. V. 150. P. 835–861.
- Prager E.M., Sage R.D., Gyllensten U., Thomas W.K., Hubner R. Mitochondrial DNA sequence diversity and the colonization of Scandinavia by house mice from East Holstein // Biological Journal of Linnean Society. 1993. V. 50. P. 85–122.
- Prager E.M., Tichy H., Sage R.D. Mitochondrial DNA sequence variation in the eastern house mouse, *Mus musculus*: comparison with other house mice and report of a 75-bp tandem repeat // Genetics. 1996. V. 143. P. 427–446.
- Rajabi-Maham H., Katouzian A.-R. Evaluation of effectiveness of some mitochondrial genes in biosystematics and phylogeographic studies of house mouse (*Mus musculus*) subspecies // Progress in Biological Sciences. 2013. № 2. V. 3. P. 39–66.
- Rajabi-Maham H., Orth A., Bonhomme F. Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe // Molecular Ecology. 2008. V. 17. P. 627–641.
- Rajabi-Maham H., Orth A., Siahsarvie R., Boursot P., Darvish J., Bonhomme F. The south-eastern house mouse *Mus musculus castaneus* (Rodentia: Muridae) is a polytypic subspecies // Biological Journal of the Linnean Society. 2012. V. 107. P. 295–306.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
- Rozas J., Sanchez-DeI, Barrio J.C., Messeguer X., Rozas R. Dnasp, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 2496–2497.
- Suzuki H., Nunome M., Kinoshita G., Aplin K.P., Vogel P., Kryukov A.P., Jin M.-L., Han S.-H., Maryanto I., Tsuchiya K.,

- Ikeda H., Shiroishi T., Yonekawa H., Moriwaki K. Evolutionary and dispersal history of Eurasian house mice *Mus musculus* clarified by more extensive geographic sampling of mitochondrial DNA // *Heredity*. 2013. V. 111. P. 375–390.
- Tchernov E. Commensal animals and human sedentism in the Middle East // *In Animals and Archaeology: 3. Early Herders and Their Flocks* / Eds. J. Clutton-Brock, G. Grigson. Oxford: British Archaeological Reports, 1984. P. 91–115.
- Tchernov E. Biological evidence for human sedentism in Southwest Asia during the Natufian // *The Natufian Culture in the Levant* / Eds. O. Bar-Yosef, F. Valla. Ann Arbor, MI: International Monographs in Prehistory, 1991a. P. 315–40.
- Tchernov E. Of mice and men: biological markers for long-term sedentism – a reply // *Paléorient*. 1991b. V. 17. P. 153–60.
- Tchernov E. From sedentism to domestication: a preliminary review for Southern Levant // *Skeletons in Her Cupboard: Festschrift for Juliet Clutton-Brock* / Eds. A.T. Clason, S. Payne, H.P. Uerpmann. Oxford: Oxbow Books, 1993. P. 189–233.
- Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // *Nucleic Acids Research*. 1994. V. 22. P. 4673–4680.
- Vanlerberghe F., Boursot P., Catalan J. Analyse génétique de la zone d'hybridation entre les deux sous-espèces de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus musculus* en Bulgarie // *Genome*. 1988. V. 30. P. 427–437.
- Vanlerberghe F., Dod B., Boursot P., Bellis M., Bonhomme F. Absence of Y chromosome introgression across the hybrid zone between *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus musculus* // *Genetical Research*. 1986. V. 48. P. 191–197.
- Yonekawa H., Tsuda K., Tsuchiya K., Yakimenko L.V., Korobitsyna K.V., Chelomina G.N., Spiridonova L.N., Frisman L.V., Kryukov A.P., Moriwaki K. Genetic diversity, geographic distribution and evolutionary relationships of *Mus musculus* subspecies based on polymorphisms of mitochondrial DNA // *Problems of Evolution* / Eds. A.P. Krukov, L.V. Yakimenko. Vladivostok: Dalnauka, 2003. V. 5. P. 62–89.

ROLE OF INVASIONS IN FORMATION OF PHYLOGEOGRAPHY STRUCTURE OF HOUSE MICE *MUS MUSCULUS* IN SOME TERRITORIES OF RUSSIA AND ADJACENT TO RUSSIA TERRITORIES

© 2016 Maltsev A.N.^{1*}, Stakheev V.V.^{2**}, Kotenkova E.V.¹

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119071

² Institute of Arid Zones, the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Rostov-on-Don, 344006

E-mail: * aleks.maltcev@gmail.com, ** stvaleriy@yandex.ru

The role of invasions in formation of phylogeographic structure of commensal species, house mouse *Mus musculus*, was investigated. The expected paths of this species settling in Russia and adjacent to Russia territories were analyzed. Genetic variability was studied in subspecies and populations of *Mus musculus* according to the polymorphisms of the control region (D-loop) of mtDNA. The data obtained indicate the presence of three phylogenetic lines living in Russia and neighboring countries: the first line includes house mice from the zone of hybridization in Transcaucasia and *M. m. musculus* from Moscow; the second one includes house mice from the south of European part of Russia and Western Siberia; the third line consists of *M. m. musculus* populations from Eastern Europe. Invasions influenced the heterogeneity of phylogeographic structure of *M. musculus*. None of investigated subspecies (*M. m. musculus*, *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*) formed a single phylogroup. This is probably due to the hybridization between different parapatric taxa of house mice, both at the specific and intraspecific levels.

Key words: invasions, house mice, *M. musculus*, phylogeography structure, mtDNA.