ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2024. № 3. С. 331 – 344
Povolzhskiy Journal of Ecology, 2024, no. 3, pp. 331–344
https://sevin.elpub.ru

Оригинальная статья
УДК 639.1.053(470.44)
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-331-344

ЗОНА КОНТАКТА ЕВРОПЕЙСКОГО (*MELES MELES* LINNAEUS, 1758) И АЗИАТСКОГО (*M. LEUCURUS* HODGSON, 1847) БАРСУКОВ (MUSTELIDAE, MAMMALIA) В ПРАВО- И ЛЕВОБЕРЕЖНЫХ РАЙОНАХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М. Л. Опарин [1]✉, Н. А. Картавов [2], О. С. Опарина [1], С. В. Сухов [3], С. В. Титов [2]

[1] Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24
[2] Пензенский государственный университет
Россия, 440026, г. Пенза, ул. Красная, д. 40
[3] Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Университетская, д. 45/51

Поступила в редакцию 06.05.2024 г., после доработки 08.08.2024 г., принята 18.08.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Описываются исследования ДНК барсуков (*Meles* sp.) из правобережных и левобережных районов р. Волги в Саратовской области. В саратовском Левобережье обитают азиатские барсуки (*Meles leucurus* Hodgson, 1847), а в Правобережных районах области – европейские барсуки (*M. meles* Linnaeus, 1758), однако в Хвалынском районе Саратовской области, кроме европейского барсука, обнаружен азиатский барсук. Несмотря на достаточное количество публикаций, посвященных распространению азиатского барсука в Вятско-Камском крае и Поволжье, и исследований, посвященных разработке систематики рода *Meles* в России, вопрос о границах ареалов европейского и азиатского барсуков и зонах их симпатрии (парапатрии) в Волжско-Камском крае до настоящего времени остается не до конца исследованным. Изучению этого вопроса и посвящена наша работа. В результате анализа собранного нами биологического материала было установлено, что все пять особей барсуков, исследованных из саратовского Заволжья, фенотипически выглядели как азиатские барсуки, но анализ ДНК показал, что лишь две из них были *M. leucurus*, а три были представлены гетерозиготными особями, несущими гены обоих видов, и были определены как гибриды. Остальные 29 особей были добыты в правобережных районах области. Пробы от барсуков были взяты от особей, добытых от северных до южных границ региона в районах, расположенных вдоль р. Волги на Приволжской возвышенности, и в Окско-Донской равнине. Из них одна особь из Хвалынского района оказалась азиатским барсуком, одна особь из Красноармейского района – гибридом двух названных видов и у трех особей у одной из Татищевского, второй из Вольского и третей из Хвалынского районов обнаружена интрогрессия генов азиатского барсука в генотип европейского барсука. Таким образом, нам уда-

✉ *Для корреспонденции*. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Опарин Михаил Львович: https://orcid.org/0000-0002-9629-7579, oparinml@mail.ru; Картавов Никита Александрович: nikitakartavov@yandex.ru; Опарина Ольга Сергеевна: https://orcid.org/0000-0001-5581-4122, otis07@mail.ru; Сухов Сергей Валентинович: centurie@mail.ru; Титов Сергей Витальевич: https://orcid.org/0000-0001-9634-1157, svtitov@yandex.ru.

© Опарин М. Л., Картавов Н. А., Опарина О. С., Сухов С. В., Титов С. В., 2024

лось выяснить, что на данном этапе развития фазы климатического цикла в Нижнем Поволжье, характеризующейся потеплением зим, р. Волга, с двумя ее водохранилищами в пределах Саратовской области, не является абсолютным зоогеографическим рубежом и барсуки, виды которым свойственен зимний сон, могут в определенных условиях преодолевать, скорее всего, по льду как саму реку, так и озерные части Волгоградского и Саратовского водохранилищ, а по выявленной интрогрессии у отдельных особей из разных районов на Приволжской возвышенности Правобережья Саратовской области можно предположить, что такие переходы через р. Волгу имели место и ранее, возможно, и до зарегулирования ее стока плотинами.

Ключевые слова: европейский барсук, азиатский барсук, правый и левый берег р. Волги, гибридизация, интрогрессия, Саратовская область

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. *Опарин М. Л.*, *Картавов Н. А.*, *Опарина О. С. Сухов С. В.*, *Титов С. В.* Зона контакта европейского (*Meles meles* Linnaeus, 1758) и азиатского (*M. leucurus* Hodgson, 1847) барсуков (Mustelidae, Mammalia) в право- и левобережных районах Саратовской области // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 331 – 344. https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-331-344

ВВЕДЕНИЕ

В фундаментальном труде Гептнера с соавторами (Geptner et al., 1967) европейский (*Meles meles* Linnaeus, 1758) и азиатский (*M. leucurus* Hodgson, 1847) барсуки еще не рассматриваются как отдельные виды, а выделяются в качестве подвидов. Границу ареала между номинальным подвидом *Meles meles meles* и *M. meles arenarius* названные авторы проводят по р. Волге от впадения р. Камы до Каспийского моря.

По современным представлениям в пределах России обитают два (*M. meles*, *M. leucurus*) из четырех видов евразийских барсуков (Pavlinov, 2006; Pavlinov, Lissovsky, 2012; Proulx et al., 2016; Lisovsky et al., 2019). В литературных источниках описывается, что граница ареалов европейского и азиатского барсуков проходит в Волжско-Камском крае по р. Волге. Считается, что правый берег р. Волги в Саратовской области (саратовское Правобережье) населяет европейский барсук, а в саратовском Левобережье обитает азиатский барсук (Aristov, Baryshnikov, 2001; Abramov et al., 2003; Abramov, Puzachenko, 2006).

В настоящее время известно, что азиатский барсук распространен от левого берега р. Волги на восток до Приморья, а также в Казахстане, Средней Азии (кроме южных горных районов), Монголии и Китае (Abramov, Puzachenko, 2006). Однако уже в середине XX в. появились указания на то, что азиатский барсук встречается и на правом берегу р. Волги (Petrov, 1953; Belyanin, 1981). Изучение черепов и шкур барсуков из Жигулевского заповедника подтвердило, что на территории Самарской Луки существует популяция *M. leucurus* (Abramov, Vekhnik, 2003; Baryshnikov et al., 2003). Было установлено, что азиатский барсук широко распространен на Урале. На основе анализа краниометрических признаков и особенно-

стей окраски меха к этому виду были отнесены все изученные экземпляры из Башкирии, Оренбургской, Челябинской областей и Пермского края (Abramov et al., 2003). По данным В. И. Капитонова (Kapitonov, 2003), на территории Удмуртии также обитает азиатский барсук. Горшков (Gorshkov, 1997), посвятивший много лет изучению экологии барсуков в Среднем Поволжье, указывал на некоторые морфологические различия барсуков с разных берегов Волги в пределах Татарстана.

Европейский барсук обнаружен в Нижегородской области, как на правом, так и на левом берегу Волги (Ковернинский район). В Кировской области встречаются оба вида. Причем на большей части территории области распространен европейский барсук, азиатский барсук отмечен в междуречье Вятки и Чепцы (Abramov et al., 2003). По последним данным, азиатский барсук перешел на правобережье Вятки, распространился по нему до низовий этой реки и дает здесь гибриды с европейским барсуком в зоне симпатрии (Kinoshita et al., 2019). Из данных, приведенных А. В. Абрамовым с соавторами (Abramov et al., 2003), следует, что азиатский барсук широко распространен в Предуралье. Зона симпатрии (парапатрии) европейского и азиатского барсуков существует в центральных и восточных районах Кировской области и, вероятно, в северном Татарстане и южных районах Республики Марий Эл. Другим районом возможной симпатрии является Самарская Лука. В настоящее время неизвестно, как далеко на запад здесь распространен азиатский барсук, и обитает ли постоянно на территории Самарской Луки европейский барсук. В голоцене европейский барсук был распространен гораздо дальше к востоку, но примерно 2500 лет назад начал постепенно замещаться азиатским барсуком, пока не установилась современная граница между ареалами этих видов (Gasilin, Kosintsev, 2010; Devjashin et al., 2017). Изменение границ ареалов названных видов барсуков в голоцене подтверждено исследованиями ДНК (Kinoshita et al., 2020).

А. О. Филипьечев с соавторами (Filipyechev et al., 2015) на основе проведенных визуальных полевых наблюдений предполагают, что азиатский барсук заселяет восточные районы Левобережья р. Волги в Саратовской и Волгоградской областях, а европейский барсук в саратовском Левобережье распространен по надпойменным террасам р. Волги, в долинах рек Большой Иргиз и Чагра. Те же авторы отмечают, что в районах, расположенных на правом берегу р. Волги в Саратовской области, обитает номинальный подвид европейского барсука, кроме этого они считают, что такое же распространение названные виды барсуков имеют место в самарском и волгоградском Заволжье.

Согласно данным фотоловушек, полученным экспертом общественной организации «Самарская зеленая лига» Н. Назаровым (Nazarov, 2019) с помощниками, в самарском Правобережье Волги (Сызранский район) обитает европейский барсук, а в Заволжье – азиатский барсук.

Цель настоящего исследования является определение границ ареалов европейского и азиатского барсуков и зон их симпатрии (парапатрии) в Нижнем Поволжье (Саратовская область).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Авторами статьи в 2020 г. был исследован свежий труп самца азиатского барсука, найденного местными жителями в Правобережье р. Волги в с. Благодатное

Хвалынского района Саратовской области, от которого был взят биоматериал для анализа ДНК (точка находки 52º41′49.86″ с.ш., 48º06′34.23″ в.д.) (Oparin et al., 2021).

Остальная часть выборки представляла собой зафиксированый в этаноле биоматериал (кусочки шкуры) от барсуков, добытых охотниками в 2020 – 2023 гг. по разрешениям Комитета охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области, как в правобережных, так и в левобережных районах области. Сборы включали 37 образцов тканей барсуков, из которых после выделения ДНК была сформирована аналитическая выборка, состоящая из 34 образцов ДНК (табл. 1). Из трех образцов тканей выделить ДНК не удалось вследствие плохой сохранности биоматериала.

Таблица 1. Аналитическая выборка образцов ДНК барсуков (*Meles meles* и *M. leucurus*), добытых на разных берегах р. Волги на территории Саратовской области
Table 1. Analytical sampling of DNA of badgers (*Meles meles* and *M. leucurus*) captured on different banks of the Volga river in the Saratov region

Генетический № / Genetic No.	Вид* / Species*	Пол / Sex	Берег р. Волги / Volga river bank	Место сбора образцов / Sample collection location	Координаты / Coordinates
1	2	3	4	5	6
1	*M. leucurus*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°41'01"N 48°07'39"E
2	*M. meles*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'00"N 48°08'28"E
3	*M. meles*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°39'27"N 48°06'59"E
4	*M. leucurus*	Самец / Male	ЛЕВ / LB	Окрестности с. Давыдовка, Пугачевский район / Vicinity of the village of Davydovka, Pugachevsky district	51°58'27"N 48°50'25"E
5	*M. meles*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Ст. Бурасы, Ново-Бурасский район / Vicinity of the village of St. Burasy, Novo-Burasy district	52°14'43"N 46°08'53"E
6	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°20'16"N 44°19'52"E
7	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°23'13"N 44°21'50"E
8	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°22'02"N 44°23'27"E
9	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°21'03"N 44°19'33"E
10	*M. meles*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°22'45"N 44°20'58"E
11	*M. meles*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°21'27"N 44°20'35"E
12	*M. leucurus*	Самец / Male	ЛЕВ / LB	Окрестности с. Семеновка, Федоровский район / Vicinity of the village of Semenovka, Fedorovsky district	51°09'44"N 47°37'33"E
13	*M. leucurus*	–	ЛЕВ / LB	Окрестности с. Каменка, Пугачевский район / Vicinity of the village of Kamenka, Pugachevsky district	51°55'38"N 48°43'08"E
17	–	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности дер. Невежкино, Лысогорский район / Vicinity of the village of Nevezhkino, Lysogorsky district	51°14'28"N 44°56'55"E
18	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Сторожевка, Татищевский район / Vicinity of the village of Storozhevka, Tatishchevsky district	51°39'27"N 45°51'19"E
19	*M. meles*	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'05"N 48°10'54"E
20	*M. meles*	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°42'04"N 48°07'04"E

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6
21	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'56"N 48°05'17"E
22	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'23"N 48°04'44"E
23	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°39'04"N 48°05'37"E
24	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°41'44"N 48°04'26"E
25	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'10"N 48°07'03"E
26	*M. meles*	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности пос. Северный, Хвалынский район / Vicinity of the village of Severny, Khvalynsky district	52°42'50"N 48°13'32"E
27	*M. leucurus*	–	ЛЕВ / LB	Устье р. Чагра, Духовницкий район / Mouth of the river Chagra, Dukhovnitsky district	52°39'47"N 48°31'45"E
28	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Сплавнуха, Красноармейский район / Vicinity of the village of Splavnukha, Krasnoarmeisky district	51°03'09"N 45°23'20"E
29	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Ромашовка, Турковский район / Vicinity of the village of Romashovka, Turkovskiy district	52°01'39"N 43°02'36"E
30	*M. leucurus*	–	ЛЕВ / LB	Окрестности с Николевский, Балаковский район / Vicinity of the village of Nikolevsky, Balakovo district	52°08'36"N 48°12'21"E
31	*M. meles*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Ст. Токовка, Красноармейский район / Vicinity of the village of St. Tokovka, Krasnoarmeysky district	50°58'10"N 45°20'28"E
32	*M. meles*	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Первомайское, Красноармейский район / Vicinity of the village of Pervomayskoye, Krasnoarmeyskiy district	50°47'22"N 45°29'45"E
33	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Труевая Маза, Вольский район / Vicinity of the village of Truevaya Maza, Volsky district	52°41'13"N 48°09'08"E
34	*M. meles*	–	ПР / RB	Окрестности с. Бобровка Красноармейский район / Vicinity of the village of Bobrovka Krasnoarmeisky district	51°05'38"N 45°30'33"E
35	*M. meles*	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°39'34"N 48°09'34"E
36	*M. meles*	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'33"N 48°06'09"E
37	*M. meles*	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°41'01"N 48°07'39"E

Примечание. * – видовая принадлежность определена по видоспецифическим внешним признакам; ПР – Правобережье, ЛЕВ – Левобережье.

Note. * – species affiliation determined by species-specific external features; RB – Right Bank, LB – Left Bank.

ДНК была извлечена из небольших кусочков шкуры, хранившихся в 96%-ном спирте, используя стандартный протокол, включающий хлороформ-фенольную экстракцию ДНК с предварительной инкубацией образца ткани с додецилсульфатом натрия (SDS) и протеиназой K при 50°C в течение ночи (Arrigi et al., 1968; Sambrook et al., 1989).

Для определения видового статуса и выявления гибридного происхождение особей мы использовали три маркера ДНК. Контрольный регион митохондриальной ДНК (CR mtDNA), наследуемый по материнской линии, и два маркера ядерной ДНК (nDNA) – интрон 25 гена-регулятора трансмембранной проводимости

при муковисцидозе (CFTR) и последний интрон гена ZFY(zinc finger Y-chromosomal protein), локализованного на Y-хромосоме и позволяющего отслеживать отцовские линии.

Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 50 мМ трис-HCl (pH 8.9), 20 мМ сульфат аммония, 20 мкМ ЭДТА, 150 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ каждого), 2 мМ хлористый магний, 15 пмоль каждого из праймеров, 2 ед. активности Taq-полимеразы (Евроген, Россия) и 0.1 – 0.2 мкг ДНК. В работе были использованы как оригинальные, так и заимствованные в литературных источниках праймеры (табл. 2).

Таблица 2. Праймеры, использованные в анализе митохондриальной и ядерной ДНК при определении видовой принадлежности и гибридного происхождения барсуков
Table 2. Primers used in our analysis of mitochondrial and nuclear DNA in determining the species affiliation and hybrid origin of badgers

Маркер / Marker	Праймеры / Primers	$T°_{отж}$	Последовательность 5' – 3' / Sequence 5'–3'	Фрагмент, п.н. / Fragment, n.p.	Источник / Source
CR mtDNA	MelDl F MelDl R	60°	AGACAATAGCCCCACCATCA AGGAAGGCTAGGACCAAACC	~1100	Original primers
CFTR	HCFTREX22 D RMel-I22	58°	CTAAGCCATGGCCACAAGCA TCTACCCTTACCTTTGATGG	~500	Kinoshita et al., 2019
ZFY	MELSN-F2 MELSN-R2	58°	GGAGCAAGACAAATAATTCAG CATTTAAAGCCACATGTATTTGG	~400	Tashima et al., 2011

Видовую специфичность полученных для каждого образца генетических маркеров определяли по результатам секвенирования нуклеотидных последовательностей и их последующего анализа. Секвенирование проводили на секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США) с использованием набора реактивов BigDye® Terminatorv 3.1 Cycle Sequencing Kits (Евроген, Россия) при первоначальной подготовке проб в амплификаторе SimpliAmp™ Thermal Cycler (Евроген, Россия). Нуклеотидные последовательности были прочитаны и отредактированы с помощью программ Chromas 2.2.6 и BioEdit 7.1.3.0 (Hall, 1999).

Видовую специфичность фрагментов CR мтДНК определяли в ходе анализа полученных последовательностей при использовании метода присоединения соседа (NJ) в программе MEGAX (Kumar et al., 2018). Этому анализу было подвергнуто только 19 образцов, для которых были получены фрагменты CR мтДНК. Для остальных 15 образцов, вследствие плохой сохранности тканевых проб, были получены фрагменты только ядерного аналога контрольного региона мтДНК (NUMT), локализованного в 16-й аутосоме. Их видоспецифичность была установлено в ходе анализа соответствия полученных последовательностей эталонной (OV277457.1, 76–96%) в приложении BLAST (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov).

Видовую принадлежность Y-хромосомы у изученных особей барсуков определяли по структуре поли-А хвоста и по двум нуклеотидным заменам A/G в поз. 75 и 134 последнего интрона гена ZFY (рис. 1).

Meles meles
TATATTTTGTATGCTATTTTTTTTTTTTAAAGATTTTATTTATTTATTTGACAGAGAGAGATCACAGGTAGGCAGAGA
GGCAGGCAGAGAGAGTGAGAGGGAAGCAGGCTCCCTGCCAAGCAGAGAGCCCAATGTG

Meles leucurus
TATATTTTGTATGCTTTTTTTTTTTTTAAAGATTTTATTTATTTATTTGACAGAGAGGGATCACAGGTAGGCAGAGA
GGCAGGCAGAGAGAGTGAGAGGGAAGCAGGCTCCCTGCCGAGCAGAGAGCCCAATGTG

Рис. 1. Видовые особенности структуры нуклеотиных последовательностей последнего интрона гена ZFY у европейского (*Meles meles*) и азиатского (*Meles leucurus*) барсуков
Fig. 1. Species-specific features of the structure of nucleotide sequences of the last intron gene ZFY in European (*Meles meles*) and Asian (*Meles leucurus*) badgers

Третий, использованный в работе, молекулярно-генетический маркер-фрагмент (892 п.н.) интрона 25 гена-регулятора трансмембранной проводимости при муковисцидозе (CFTR) был использован нами для выявления гибридных особей. Для *M. meles* в 344 нуклеотидной позиции характерно наличие G, а для *M. leucurus* – A. Обнаружение гетерозиготы A/G указывало на гибридный статус особи.

Таким образом, выявление у изученных особей неспецифических для фенотипа мтДНК или Y-хромосомы принималось нами как факт интрогрессии чужеродного генетического материала в результате былой гибридизации. Выявление гетерозиготного состояния ядерного маркера CFTR свидетельствовало либо о гибридном происхождении особи в результате недавнего межвидового скрещивания, либо о высокой доле гибридных особей в популяциях в результате былой гибридизации.

Молекулярно-генетические исследования были проведены на базе научно-учебной лаборатории молекулярной экологии и систематики животных кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета (НУЛ МЭиСЖ).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе анализа выборки образцов ДНК барсуков (n = 34) были получены следующие результаты (табл. 3).

Таблица 3. Результаты генетического анализа образцов ДНК барсуков (*Meles meles* и *M. leucurus*), добытых на разных берегах р. Волги на территории Саратовской области
Table 3. Results of our genetic analysis of DNA samples of badgers (*Meles meles* and *M. leucurus*) captured on different banks of the Volga river in the Saratov region

Генетический № / Genetic No.	Пол / Sex	CR мтДНК / CR mtDNA	яДНК (SFTR) / nDNA (SFTR)	Y-хромосома / Y chromosome	Видовой статус / Species status	Берег р. Волги / Volga river bank
1	2	3	4	5	6	7
1	Male	leucurus	leucurus	leucurus	leucurus	ПР / RB
2	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB
3	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
4	**Female**	**leucurus**	**mel-leuc**	**no**	**HYBRID**	ЛЕВ / LEB
5	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB
6	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
7	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB
8	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
9	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
10	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
11	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
12	**Female**	**leucurus**	**mel-leuc**	**no**	**HYBRID**	ЛЕВ / LEB
13	Male	leucurus	leucurus	leucurus	leucurus	ЛЕВ / LEB
17	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
18	**Male**	**meles**	**meles**	**leucurus**	**meles intr Y**	ПР / RB
19	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
20	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
21	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
22	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
23	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
24	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB
25	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB
26	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
27	**Female**	**leucurus**	**mel-leuc**	**no**	**HYBRID**	ЛЕВ / LEB
28	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB
29	Male	meles	meles	meles	meles	ПР / RB
30	Male	leucurus	leucurus	leucurus	leucurus	ЛЕВ / LEB
31	**Female**	**meles**	**mel-leuc**	**no**	**HYBRID**	ПР / RB
32	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
33	**Male**	**meles**	**meles**	**leucurus**	**meles int Y**	ПР / RB
34	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
35	**Male**	**meles**	**meles**	**leucurus**	**meles int Y**	ПР / RB
36	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB
37	Female	meles	meles	no	meles	ПР / RB

Примечание. Жирным шрифтом выделены гибриды и особи, для которых выявлена интрогрессия; ПР – Правобережье, ЛЕВ – Левобережье.

Note. Hybrids and individuals for which introgression was detected are marked in bold; RB – Right Bank, LB – Left Bank.

Все пять особей барсуков из саратовского Заволжья по лицевому узору и окраске шкуры были идентифицированы как *M. leucurus.* Из них особи из окрестностей с. Давыдовка Пугачевского, с. Семеновка Федоровского и устья р. Чагра Духовницкого районов оказались самками. Особи из окрестностей с. Каменка Пугачевского района и пос. Николевский Балаковского района самцами (рис. 2). На основании полученных диагнозов все три самки из Левобережья были идентифицированы как гибриды *M. meles* и *M. leucurus.* Выявление гетерозиготного состояния ядерного маркера CFTR может свидетельствовать о гибридном происхождении особи в результате недавнего межвидового скрещивания, либо высокая доля гибридных особей в популяции говорит о былой гибридизации. Особи из окрестностей с. Каменка Пугачевского и пос. Николевский Балаковского района были идентифицированы как самцы *M. leucurus* (см. табл. 1, 3).

Остальные 29 особей барсуков были добыты в Правобережных районах Саратовской области. Одна особь из них была идентифицирована по фенотипическим признакам как самец азиатского барсука, остальные 28 особей, как самцы, так и самки, были определены по лицевому рисунку и окраске меха как европейские барсуки (см. рис. 2, табл. 1). На основании полученных в результате анализов ДНК всех особей из правобережных районов Саратовской области установлено, что 24 особи барсуков из разных районов Приволжской возвышенности и Окско-Донской равнины идентифицированы как европейские барсуки. Одна особь из окрестностей с. Благодатное Хвалынского района идентифицирована как самец азиатского барсука. Одна особь из окрестностей с. Старая Токовка Красноармейского района, по фенотипу определенная как европейский барсук, при исследовании ДНК была определена как гибридная самка. Выявление гетерозиготного состояния ядерного маркера CFTR свидетельствует о гибридном происхождении особи в результате недавнего межвидового скрещивания. У трех самцов (с. Сторожевка Татищевского района, с. Труевая Маза Вольского района, с. Благодатное Хвалынского района), по фенотипическим признакам определенных как европейские барсуки, была выявлена интрогрессия Y-хромосомы *M. leucurus* (см. табл. 1, 3).

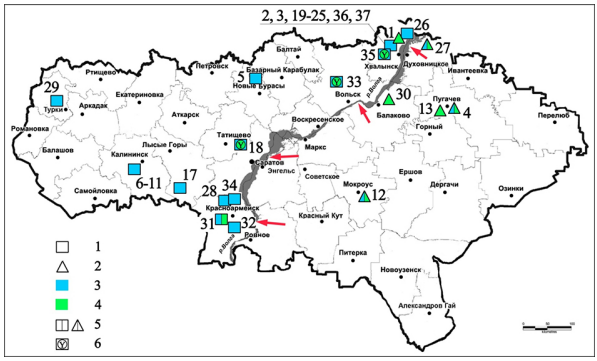

Рис. 2. Результаты генетического анализа барсуков Саратовской области. Видовая принадлежность особей, идентифицированная по рисунку лицевого узора – *Meles meles* (*1*) и *M. leucurus* (*2*); *3* – генотип *M. meles*; *4* – генотип *M. leucurus*; *5* – гибридные особи, у которых выявлено гетерозиготное сочетание аллелей CFTR двух видов барсуков; *6* – случаи интрогресии чужеродной Y-хромосомы. Стрелками указаны возможные районы миграции *M. leucurus* через Волгу. Нумерация точек добычи барсуков та же, как в табл. 1 и 3

Fig. 2. Results of our genetic analysis of badgers from the Saratov region. The species of individuals identified by facial patterning were *Meles meles* (*1*) and *M. leucurus* (*2*); *3* – genotype of *M. meles*; *4* – genotype of *M. leucurus*; *5* – hybrid individuals with heterozygous combination of CFTR alleles of the two badger species; *6* – introgression cases of a foreign Y-chromosome. Arrows indicate possible areas of *M. leucurus* migration across the Volga river. The numbering of badger prey points is the same as in Tables 1 and 3

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные нами определения видовой принадлежности 34 особей барсуков, обитающих по обоим берегам р. Волги, как в заволжских, так и правобережных районах Саратовской области, по анализу ДНК позволяют сделать следующие предварительные выводы (см. рис. 2).

Все пять исследованных нами барсуков из саратовского Заволжья по особенностям лицевого рисунка были идентифицированы как *Meles leucurus*. Анализ ДНК этих особей показал, что из них все самки, добытые в Пугачевском (№ 4), Федоровском (№ 12) и Духовницком (№ 27) районах, имели гибридные ядерные генотипы, а два самца из Пугачевского (№ 13) и Балаковского (№ 30) районов были генетически «чистыми» *Meles leucurus*. Удаленное расположение точек добычи гибридных самок № 4 (63 км) и № 12 (115 км) от границы изоляции изученных видов барсуков (р. Волга) не позволяет признать гибридные характеристики этих особей только результатом современного межвидового скрещивания. Такая удаленная локализация гибридных самок наводит на мысль о значительных масштабах былой межвидовой гибридизации в период конкуренции за левобережные районы и высокой доле сохранившегося гибридного населения в современных локальных популяциях барсуков левобережья Волги. Однако небольшой размер выборки барсуков из левобережных районов Саратовской области не позволяет прийти по этому вопросу к однозначному выводу и требует дополнительных исследований.

Барсуки из правобережных районов Саратовской области по фенотипическим признакам были идентифицированы как европейские. Исключение составил добытый в Хвалынском районе самец с внешними признаками *Meles leucurus*. Проведенный впоследствии генетический анализ подтвердил видовую принадлежность этой особи.

Анализ ДНК фенотипических европейских барсуков (n = 28) установил, что одна особь из окрестностей с. Старая Токовка Красноармейского района, оказалась гибридной самкой, а три самца из Татищевского, Вольского и Хвалынского районов имели генотипы *M. meles* с неспецифической Y-хромосомой *M. leucurus*. Эти факты могут рассматриваться как свидетельство существующей современной территориальной экспансии в правобережные районы Саратовской области *M. leucurus*. Самцы азиатского барсука – вида, которому свойственен зимний сон, могут преодолевать в условиях мягких зим, например по льду, как р. Волга, так и озерные части Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Таким образом, в результате климатических изменений р. Волга уже не является надежным зоогеографическим барьером для викарирующих европейского и азиатского барсуков. Следует ожидать увеличение интенсивности их межвидового скрещивания в приволжских районах Саратовской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Abramov A. V., Puzachenko A. Yu. Geographical variability of skull and taxonomy of Eurasian badgers (Mustelidae, *Meles*). *Zoologicheskii zhurnal*, 2006, vol. 85, no. 5, pp. 641–655 (in Russian).

Abramov A. V., Vekhnik V. P. Taxonomic status of the badger (Mustelidae, *Meles*) of Samarskaya Luka. In: *Protected Area of Russia: Principles*, *Problems*, *Priorities*: *Proceedings of the International Scientific Conference*. Samara, Samara Scientific Center of RAS Publ., 2003, vol. 1, pp. 6–8 (in Russian).

Abramov A. V., Saveliev A. P., Sotnikov V. N., Solovyov V. A. Distribution of two species of badgers (Mustelidae, *Meles*) in the European part of Russia. In: Abramson N. I., Averyanov A. O.,

eds. *Systematics*, *Phylogeny and Paleontology of Small Mammals*: *Proceedings of the International Conference devoted to the 90th anniversary of Prof. I. M. Gromov.* St. Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 2003. C. 5 – 9 (in Russian).

Aristov A. A., Baryshnikov G. F. *The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Carnivores and Pinnipeds*. Saint Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 2001. 560 p. (in Russian).

Arrigi F. E., Bergendahl G., Mandel M. Isolation and characterization of DNA from fixed cells and tissues. *Experimental Cell Research*, 1968, vol. 50, iss. 1, pp. 47–53. https://doi.org/10.1016/0014-4827(68)90392-3

Baryshnikov G. F., Puzachenko A. Yu., Abramov A. V. New analysis of variability of check teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*). *Russian Journal of Theriology*, 2003, vol. 1, no. 2, pp. 133 – 149.

Belyanin V. N. Mammals of the Zhigulevsky Reserve. In: *Ecological and Faunistic Studies in Nature Reserves*. Moscow, Central Research Laboratory of Hunting Management and Reserves of the Main Department of Hunting Management and Reserves under the Council of Ministers of the RSFSR Publ., 1981. C. 89–103 (in Russian).

Devjashin M. M., Gasilin V. V., Kosintsev P. A., Vasiliev S. V. The ranges of two badger species (*Meles*, Mustelidae) in the south-east of Western Siberia in the Holocene. *Zoologicheskii zhurnal*, 2017, vol. 96, no. 1, pp. 90–98 (in Russian).

Filipyechev A. O., Belyachenko A. V., Zakharov K. S. Comparison of spatial distribution of European (*Meles meles* L.) and Asian (*M. leucurus* Hodgson) badgers in the north of the Volga-Ural interfluve. In: *Biodiversity of Terrestrial and Aquatic Animals*. *Zooresources*: *Materials of the III All-Russian Scientific Internet-conference With International Participation*. Kazan, Sinyayev D. N., 2015, pp. 61–66 (in Russian).

Gasilin V. V., Kosintsev P. A. Replacement of the European badger (*Meles meles* L., 1758) by the Asian badger (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) at the boundary between Europe and Asia in the Holocene epoch. *Doklady Biological Sciences*, 2010, vol. 432, no. 1, pp. 227–229 (in Russian).

Geptner V. G., Naumov N. P., Jurgenson P. B., Sludsky A. A., Chirkova A. F., Bannikov A. G. *Mammals of the Soviet Union*. *Vol. 2, pt. 1. Sea Cows and Carnivores*. Moscow, Vysshaya shkola, 1967. 1010 p. (in Russian).

Gorshkov P. K. *Badger in Biocenoses of the Republic of Tatarstan*. Kazan, Tabigat, 1997. 176 p. (in Russian).

Hall T. A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 1999, vol. 41, pp. 95–98.

Kapitonov V. I. On the taxonomic status of badgers of the Udmurt Republic fauna. *Bulletin of Udmurt University*, 2003, no. 1, pp. 105 – 108 (in Russian).

Kinoshita E., Abramov A. V., Soloviev V. A., Saveljev A. P., Nishita Y., Kaneko Y., Masuda R. Hybridization between the European and Asian badgers (*Meles*, Carnivora) in the Volga-Kama region, revealed by analyses of maternally, paternally and biparentally inherited genes. *Mammalian Biology*, 2019, vol. 94, iss. 1, pp. 140–148. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.05.003

Kinoshita E., Kosintsev P. A., Abramov A. V., Solovyev V. A., Saveljev A. P., Nishita Y., Masuda R. Holocene changes in the distributions of Asian and European badgers (Carnivora: Mustelidae: *Meles*) inferred from ancient DNA analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2020, vol. 129, iss. 3, pp. 594–602. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa007

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, vol. 35, iss. 6, pp. 1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Lisovsky A. A., Sheftel B. I., Saveljev A. P., Ermakov O. A., Kozlov Yu. P., Smirnov D. G., Stakheev V. V., Glazov D. M. Mammals of Russia: Species list and applied aspects. *Archives of Zoological Museum of Moscow State University*, 2019, vol. 56. 191 p. (in Russian).

Nazarov N. What badger lives in the Volga region? *Malenkaya Syzran*. Syzran, 2019. Available at: http://www.sizran.bezformata.com/listnews/barsuk-zhivyot-v-volzhskih-krayah/15664390/ (accessed January 11, 2019) (in Russian).

Oparin M. L., Suhov S. V., Escova E. H. Record of the Asian badger (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) on the right bank of the Volga river in the Saratov region. *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, vol. 100, no. 10, pp. 1195–1197 (in Russian).

Pavlinov I. Ya. *Systematics of Recent Mammals*. Moscow, Moscow University Press, 2006. 297 p. (in Russian).

Pavlinov I. Ya., Lissovsky A. A., eds. *The Mammals of Russia*: *A Taxonomic and Geographic Reference*. Moscow, KMK Scientific Press, 2012. 604 p. (in Russian).

Petrov V. V. Materials on intraspecific variability of badgers (genus *Meles*). *Annales Scientifiques of the Leningrad State Pedagogical Institute*, 1953, vol. 7, iss. 3, pp. 149–205 (in Russian).

Proulx G., Abramov A. V., Adams I., Jennings A. P., Khorozyan I., Rosalino L. M., Santos-Reis M., Veron G., Do Linh San E. World distribution and status of badgers – A review. In: Proulx G., Do Linh San E., eds. *Badgers*: *Systematics*, *Biology*, *Conservation and Research Techniques*. Sherwood Park, Alberta, Canada, Alpha Wildlife Publications, 2016, pp. 31–116.

Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular Cloning*: *A Laboratory Manual*. New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. 632 p.

Tashima S., Kaneko Y., Anezaki T., Baba M., Yachimori S., Abramov A. A., Saveljev A. P., Masuda R. Identification and molecular variations of CAN-SINEs from the ZFY gene final intron of the Eurasian badgers (genus *Meles*). *Mammal Study*, 2011, vol. 36, iss. 1, pp. 41–48. https://doi.org/10.3106/041.036.0105

Original Article
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-331-344

Contact zone of European (*Meles meles* Linnaeus, 1758) and Asian (*M. leucurus* Hodgson, 1847) badgers (Mustelidae, Mammalia) in the right- and left-bank districts of the Saratov region

M. L. Oparin [1]✉, N. A. Kartavov [2], O. S. Oparina [1], S. V. Sukhov [3], S. V. Titov [2]

[1] *Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences*
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia
[2] *Penza State University*
40 Krasnaya St., Penza 440026, Russia
[3] *Committee of Hunting and Fishing of the Saratov Region*
45/51 Universitetskaya St., Saratov 410012, Russia

Received: May 6, 2024 / revised: August 8, 2024 / accepted: August 18, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. DNA studies of badgers (*Meles* sp.) from the right-bank and left-bank areas of the Volga river in the Saratov region are described. Asian badgers (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) inhabit the Left Volga Bank of the Saratov region, while European badgers (*M. meles* Linnaeus, 1758) inhabit the Right Volga Bank districts of the region, but Asian badgers were found in Khvalynsky district of the Saratov region, besides the European badger. Despite a sufficient number of publications devoted to the Asiatic badger distribution in the Vyatka–Kama region and the Volga region, and studies devoted to the development of systematics of the genus *Meles* in Russia, the question of the boundaries of the ranges of European and Asiatic badgers and the zones of their sympatry (parapatry) in the Volga–Kama region has not been fully investigated to date. Our work is devoted to the study of this question. As a result of analyzing the biological material collected by us, it was found that all five studied individuals of badgers from the Saratov Volga region phenotypically looked like Asian badgers, but our DNA analysis showed that only two of them were *M. leucurus*, whilst three ones were heterozygous individuals carrying genes from both species and were identified as hybrids. The remaining 29 individuals were captured in the right-bank areas of the region. Badgers were sampled from individuals from the northern to southern borders of the region in areas located along the Volga river on the Volga upland and in the Oka–Don plain. Of these, one individual from Khvalynsky district turned out to be an Asian badger, one individual from Krasnoarmeysky district was a hybrid of the two named species, and three individuals, one from Tatishchevsky, the second from Volsky and the third from Khvalynsky districts showed introgression of Asian badger genes into the genotype of the European badger. Thus, we have managed to find out that at this stage of development of the phase of the climatic cycle in the Lower Volga region, characterized by warming winters, the Volga river, with its two reservoirs within the Saratov region, is not an absolute zoogeographical boundary, and badgers, whose species are characterized by winter sleep, can in certain conditions overcome, most likely on ice, both the river itself and the lake parts of the Volgograd and Saratov reservoirs. According to the revealed introgression in some individuals from different areas on the Volga upland of the right bank of the Saratov region, it can be assumed

✉ *Corresponding author*. Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Mikhail L. Oparin*:* https://orcid.org/0000-0002-9629-7579, oparinml@mail.ru; Nikita A. Kartavov: nikitakartavov@yandex.ru; Olga S. Oparina*:* https://orcid.org/0000-0001-5581-4122, otis07@mail.ru; Sergey V. Sukhov: centurie@mail.ru; Sergey V. Titov: https://orcid.org/0000-0001-9634-1157, svtitov@yandex.ru.

that such traveling across the Volga river took place earlier, possibly before its flow was regulated by dams.
Keywords: European badger, Asian badger, right and left banks of the Volga river, hybridization, introgression, Saratov region

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Oparin M. L., Kartavov N. A., Oparina O. S., Sukhov S. V., Titov S. V. Contact zone of European (*Meles meles* Linnaeus, 1758) and Asian (*M. leucurus* Hodgson, 1847) badgers (Mustelidae, Mammalia) in the right- and left-bank districts of the Saratov region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 331–344 (in Russian). https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-331-344