

КАРИОТИП КАК МАРКЕР ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА НА ПРИМЕРЕ ОБЫКНОВЕННЫХ И ПОДЗЕМНЫХ (*MICROTUS*, ARVICOLINAE, RODENTIA) ПОЛЕВОК ИЗ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ¹

М.И. Баскевич¹

В.М. Малыгин²

Н.М. Окулова¹

С.Ф. Сапельников³

М.Л. Опарин¹

Е.Ю. Крысанов¹

А.А. Саварин⁴

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

Россия, 119071, Москва,
Ленинский пр., 33

E-mail: mbaskevich@mail.ru

² МГУ им. М.В. Ломоносова

Россия, 119991, Москва, ГСП-1

³ Воронежский Государственный
заповедник

Россия, 394080,
пос. Краснолесный
Воронежской обл.

⁴ Гомельский
государственный
университет им. Ф. Скорины

Беларусь, 246019, г. Гомель,
ул. Советская, 104

E-mail: a_savarin@mail.ru

Собственные данные по хромосомной изменчивости *Microtus (Terricola) subterraneus* подземной и *Microtus arvalis* s.l. обыкновенной полевок на территории Восточной Европы рассматриваются в контексте их использования для уточнения представлений о популяционно-генетической структуре этих видов. Основное внимание сосредоточено на анализе географического распространения и частоты встречаемости мутаций хромосомы № 5 у *M. arvalis* формы «obscurus» и № 1 у *M. (T.) subterraneus* (2n=52). Исследованы и другие хромосомные перестройки у подземной и обыкновенных полевок, фиксация которых приводит не только к формированию и поддержанию внутривидового полиморфизма, но и к внутривидовой дифференциации на межпопуляционном уровне. Обсуждаются механизмы выявленных случаев хромосомного полиморфизма и хромосомной изменчивости, а также роль случайных и селективных факторов, ответственных за их формирование.

Ключевые слова: кариотип-маркер, хромосомные перестройки, географическое распространение, частота встречаемости, популяционно-генетическая структура вида, обыкновенная, восточноевропейская, подземная полевки.

Введение

Среди более чем 2100 кариологически изученных видов млекопитающих хромосомный полиморфизм был выявлен к концу 90-х гг. у 150 видов [26, 13]. В дальнейшем, главным образом, за счет представителей отряда Rodentia число известных кариологически полиморфных видов млекопитающих возросло [27, 3; и др.], а представления о степени хромосомной изменчивости у ранее изученных видов дополнены новыми сведениями [2, 5, 6, 7; и др.].

Хромосомный полиморфизм в каждом конкретном случае обусловлен разными причинами и имеет свою историю. Высказывалась точка зрения о хромосомном полиморфизме как возможном пути симпатрического видообразования [34]. Предложенные позднее гипотезы: историческая (=филогенетическая) и расселения (=преадаптивная), как правило, основывались на аллопатрическом формообразовании и, скорее, имели отношение к межпопуляционной хромосомной изменчивости, чем к внутривидовому хромосомному полиморфизму [17]. Предполагалось также адаптивное значение для тех хромосомных перестроек (например, изменчивость по числу добавочных хромосом), которые не играют существенной роли в становлении изолирующих механизмов, поддерживая генетическое разнообразие в по-

¹ Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (05-04-48646, 09-04-00464), Программ ОБН РАН «Биоразнообразие» (2.6.2) и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2009-01-141-063-021).



пуляциях [11, 9]. Адаптивное значение хромосомного полиморфизма по перестройкам, затрагивающим изменение положения генов: ПИ, в частности, доказанное для двукрылых и прямокрылых [29, 37; и др.] постулируется и для млекопитающих, равно как по Робертсоновским транслокациям (РТ), а также по количественным изменениям в хромосомах (делеции - дубликации) [25]. Следует упомянуть, что адаптивность хромосомного полиморфизма рассматривается в рамках популяционно-генетической гипотезы и не противоречит таковой мутационной [17].

В настоящем сообщении на примере обыкновенных и подземной полевки из Восточной Европы представлены и анализируются новые данные по распространению и частоте встречаемости хромосомных мутаций в ареалах изученных модельных видов, а кариотип рассмотрен как маркер популяционно-генетической структуры вида.

Материал и методы

В кариологическом исследовании использованы собственные сборы по подземным и обыкновенным полевым из Восточной Европы. Материал по *M. (T.) subterraneus* подземной полевке ($n=20$) включал: 6 экз. из Воронежского заповедника (правобережье р. Усманка в Верхнехавском районе Воронежской области), 2 – из окрестностей с. Савички Новозыбковского р-на Брянской области, 1 – из окрестностей с. Бубоницы Торопецкого р-на Тверской области, 1 - из Прикарпатья (окрестностей с. Черновка Черновицкой области) и 10 – с Карпат (вблизи метеостанции Пожижевская Ивано-Франковской области) в Украине. Кариологически идентифицированная выборка обыкновенных полевки состояла из 76 экз. *Microtus arvalis* формы «obscurus», добытых в Центральном Черноземье ($n=36$), Нижнем Поволжье ($n=33$), а также на северных склонах и в предгорьях Кавказа ($n=7$). Выборка из Центрального Черноземья включала сборы этой формы из окрестностей сел: Малая Приваловка Верхнехавского, $n=5$; из села Новогремяченское, $n=8$ и Семилукские Выселки, $n=4$ Хохольского р-нов Воронежской обл., из с. Излегоще $n=3$ и с участка Воронежского заповедника, $n=12$ в Усманском р-не Липецкой обл.; а также из окрестностей с. Стрельцы $n=4$ – Тамбовского р-на Тамбовской обл. Также в рассмотрение включен материал по *Microtus arvalis* формы «obscurus» из Правобережья (окрестности сел Славянка Воскресенского р-на, $n=12$) и Заволжья (окрестности сс. Дьяковка, $n=13$ Краснокутского, и Октябрьское $n=8$ Краснопартизанского р-нов) Саратовской области в Нижнем Поволжье, из Ставропольского края (западная часть Предкавказья, вблизи сел Сергиевка, 5 самцов и Саблинское, 1 самец) и Кабардино-Балкарии (урочище Хаймаши, 1 самец) в Кавказском регионе. Кроме того, изученная выборка *M. arvalis* s. l. включала 3 экз. *M. arvalis* формы «arvalis» из зоны влияния Чернобыльской АС в Брянской обл.; 18 особей *M. rossiaemeridionalis*, отловленных в Воронежской и прилегающих участках Липецкой областей (территория Воронежского заповедника и его окрестности) ($n=18$), в Воронеже (территория Дивинилового завода, $n=4$), в Гомельской области (к югу от г. Гомеля в зоне влияния Чернобыльской АС, $n=3$).

Препараты хромосом приготавливали из клеток костного мозга по стандартной методике. С-гетерохроматин выявляли по методу Самнера [36]. Окраску серебром ядрышковых организаторов (ЯОР) проводили с использованием общепринятой методики [30].

Результаты и обсуждение

Нами подтверждено с использованием дополнительного материала, что подземные полевки из Тверской и Брянской обл. принадлежат к 54-хромосомной форме этого вида, тогда как исследованные нами находки с восточных склонов Карпат, Прикарпатья и Воронежской обл. характеризуются 52-хромосомным кариотипом. Этот результат дополняет известные из литературы хромосомные данные по кариологической дифференциации вида, подтверждая, что северная часть ареала *M. (T.) subterraneus* в Восточной Европе населена 54-хромосомной формой, тогда как к югу от линии Польская Беловежь – Брянск обитают 52-хромосомные подземные полевки [4, 6, 16, 32, 35; наши данные]. Различия в кариотипах 52- и 54-хромосомных подземных

полевков сводятся к одной робертсоновской транслокации (РТ), маркирующей географически замещающие внутривидовые формы *T. subterraneus*, из которых фиксация выше упомянутой РТ в гомозиготном состоянии на территории Восточной Европы, в частности, присуща южным популяциям вида. Следует высказать предположение о значении факторов изоляции, связанных с событиями плейстоценовой истории, в распространении этой хромосомной перестройки в юго-восточной части ареала *T. subterraneus*. В то же время, наши данные по кариологическому изучению 52-хромосомных подземных полевков ($n=17$) из трех пунктов в юго-восточной части ареала вида (табл. 1) подтверждают отсутствие в популяциях к востоку от водораздела Карпат перичентрической инверсии (ПИ) в первой паре аутосом (субтелоцентрик-субметацентрик), с различной частотой встречающейся в некоторых популяциях подземной полевки на юго-западе ареала вида [33, 39] и у единственной из кариотипированных особей с западных склонов Восточных Карпат из Закарпатской обл. [16; табл. 1]. Полученные нами результаты также позволяют отметить маркировку 52-хромосомной формы подземной полевки полностью гетерохроматичной акроцентрической У-хромосомой, в размере которой, по-видимому, прослеживается градиент в направлении с юго-запада на северо-восток: от крупной в выборках из Австрии [31] до средней в Словакии [38] и более мелкой в популяциях из Восточной Европы [4; наши данные]. Можно высказать предположение о возможной роли перестроек типа делеций-дупликаций в формировании вариабельности этой гетерохромосомы у *T. subterraneus* с $2n=52$. Не исключено, что распространение двух последних выше упомянутых хромосомных перестроек в ареале 52-хромосомной формы подземной полевки, совпадающее с градиентом физико-географических условий, имеет адаптивное значение. Напомним, что адаптивное значение хромосомного полиморфизма по перестройкам, затрагивающим изменение положения генов: по ПИ, в частности, доказанное для двукрылых и прямокрылых [29; 37; и др.] не исключается и для млекопитающих, равно как по РТ, а также по количественным изменениям в хромосомах (делеции – дупликации) [25]. Следует упомянуть, что адаптивность хромосомного полиморфизма рассматривается в рамках популяционно-генетической гипотезы и не противоречит таковой мутационной [17].

Таблица 1

Географическое распространение и частота встречаемости ПИ 1-й пары аутосом в популяциях *Microtus (Terricola) subterraneus* ($2n=52$, $NF=60$)

Локалитет	Общее число изученных полевков	Число особей, гетерозиготных по ПИ в 1-й паре аутосом	Источник
Центральная Европа, Словакия, Западные Татры, Рогачская долина	24	8	[33]
Низкие Татры, Янинская долина	3	2	- « -
Белянские Татры, Седмичская долина	266	25	[39]
Австрия, Каруганские Альпы, Вурценпасс	4	2	- « -
Южная Европа, Болгария, Пирин	2	1	- « -
Восточная Европа, Украина, Закарпатская обл., г. Пожежевская	1	1	[16]
Там же, г. Петрос	1	0	- « -
Восточные Карпаты, Ивано-Франковская обл., г. Говерла	10	0	[4] Наши данные
Прикарпатье	1	0	[6]
Окрестности Киева	6	0	[16]
Каневский заповедник	1	0	- « -
Россия, Воронежский заповедник	6	0	[4]; Наши данные

По видам-двойникам обыкновенной полевки на нашем материале показано, что в некоторых Предкавказских (окрестности сел Саблинское ($n=1$) и Сергиевка ($n=5$) Ставропольского края) и Северо-Кавказских (урочище Хаймаши в Кабардино-



Балкарии ($n=1$) популяциях *M. arvalis* формы «obscurus» произошла фиксация дву-плечевого варианта Y-хромосомы, что характерно для закавказских популяций вида и не свойственно остальным популяциям этой формы. Можно высказать предположение о значении факторов изоляции в формировании специфики популяционно-генетической структуры кавказских популяций *M. arvalis* формы «obscurus», выявленной в данном случае.

Особое внимание обращено на изучение внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма по перичентрической инверсии в 5-й паре аутосом (субтело-, акроцентрик) в восточноевропейских популяциях *M. arvalis* формы «obscurus» и анализ возможных причин его возникновения. Нами на новом материале из Центрального Черноземья и Нижнего Поволжья подтвержден механизм этой хромосомной перестройки у *M. arvalis* формы «obscurus»: перичентрическая инверсия, сопровождающаяся дупликацией хромосомного материала и появлением блока прицентромерного гетерохроматина и ЯОР на перестроенном акроцентрическом гомологе. Данная мутация в гетерозиготном состоянии обнаружена нами в выборках *M. arvalis* формы «obscurus» с территории Нижнего Поволжья в Правобережье Саратовской обл. и из ряда пунктов Центрального Черноземья (табл. 2). Ранее было показано, что акроцентрический вариант 5-й пары аутосом наблюдается в разных частях ареала с варьирующей частотой, обычно довольно низкой, хотя иногда (в Армении и Среднем Поволжье) она достигает 30-40% [24; 1; 10; табл. 3]. Полученные нами результаты по обнаружению хромосомной перестройки в 5-й паре аутосом у *M. arvalis* формы «obscurus» из Нижнего Поволжья дополняют наши предшествующие результаты [7] и согласуются с литературными данными по распространению этой мутации у формы «obscurus» на территории Среднего [10], а также Верхнего [12] Поволжья; где полиморфизм по этой мутации обнаружен только в популяциях с Приволжской возвышенности. По нашим уточненным за период 2008 г. данным, в Нижнем Поволжье эта мутация встречается с частотой 8% (была выявлена у одной особи *M. arvalis* формы «obscurus» из 12-ти кариотипированных с Правобережья Саратовской области (табл. 4)). По-видимому, мутация встречается с довольно высокой частотой [12, 10; наши данные] по всей территории Приволжской возвышенности, в отличие от заволжских популяций этой кариоморфы, где хромосомная перестройка в 5-й паре аутосом нами не выявлена. Отмеченные нами и известных по литературным данным [12, 10] особенности географического распределения перестройки в 5-й паре аутосом у *M. arvalis* формы «obscurus» в Поволжье могут служить маркером популяционно-генетической структуры вида в регионе исследования, демонстрируя на хромосомном уровне разнокачественность популяций *M. arvalis* формы «obscurus» из Заволжья и Правобережья (табл. 4). Этот результат может рассматриваться в рамках адаптивной гипотезы, согласно которой эволюционная судьба популяции определяется соответствием кариотипических характеристик условиям обитания, так и в соответствии с гипотезой расселения, согласно которой в постледниковый период Правобережье и Заволжье заселялись предками *M. arvalis* формы «obscurus» из различных рефугиумов. Аргументом в пользу гипотезы расселения может служить и прослеживаемая для изученных из Правобережья выборок *M. arvalis* формы «obscurus» тенденция к уменьшению частоты встречаемости мутации от центра к окраинам Приволжской возвышенности (табл. 2).

По нашим совокупным данным (табл. 2), частота встречаемости перичентрической инверсии в 5-й паре аутосом у обыкновенных полевых форм *M. arvalis* формы «obscurus» на территории Центрального Черноземья ($n=36$) составила 22,2%, а гетерозиготные носители этой хромосомной перестройки были отмечены в выборках *M. arvalis* формы «obscurus», собранных в пределах луго-полевых очагов ГЛПС, для которых *M. arvalis* s. l. известны в качестве основных природных резервуаров возбудителя этой вирусной инфекции. Можно высказать предположение о возможной роли вирусной инфекции в индукции хромосомной изменчивости у *M. arvalis* формы «obscurus» в природных очагах ГЛПС на территории Центрального Черноземья. При этом исследованная нами из этого же региона выборка *M. rossiaemeridionalis* восточноевропейской полевки ($n=18$), не отличающаяся от *M. arvalis* формы «obscurus» по роли в циркуляции возбу-

теля в природных очагах ГЛПС на территории Центрального Черноземья [22], имела стабильный кариотип ($2n=54$, $NF=56$). Отмеченные различия в уровнях хромосомной изменчивости у видов-двойников обыкновенных полевков из очагов ГЛПС на территории Центрального Черноземья могут быть связаны с проявлением их межвидовых особенностей в чувствительности к инфекционным агентам. В этой связи необходимо упомянуть, что для выборок *M. rossiaemeridionalis* с Урала, напротив, была установлена большая чувствительность и соответственно повышенная мутабельность по сравнению с сосуществующим видом-двойником *M. arvalis* формы *obscurus*, правда, к воздействию радиации и химических мутагенов [13]. Полученный нами результат по достаточной высокой (22,2%) частоте встречаемости хромосомной перестройки в 5-й паре аутосом в популяциях *M. arvalis* формы *obscurus* из Центрального Черноземья может быть также связан с их обитанием в условиях экологического пессимума на периферии ареала данной кариоморфы [8]. Известно, что в периферических популяциях за счет возникновения временных изолятов, ужесточения отбора, ускорения хромосомных рекомбинаций и некоторых других явлений создаются предпосылки для более быстрого обновления генофонда по сравнению с популяциями из центральных частей ареала вида [18]. В данном случае это обстоятельство могло послужить одной из причин, обусловивших относительно высокую частоту встречаемости редкого (акроцентрического) варианта генетически нестабильной 5-й пары аутосом и поддержание хромосомного полиморфизма по этой паре хромосом у *M. arvalis* формы *obscurus* на периферии ареала в Центральном Черноземье.

Таблица 2

Точки находок и число особей *M. arvalis* формы “obscurus” с полиморфной пятой парой хромосом в Поволжье и Центральном Черноземье

Место отлова	Число особей			Источник
	Всего	С инверсией		
		St/A	A/A	
Горьковская обл., окр. Арзамаса	4	1		[12]
Пензенская обл., окр. с. Михайловка	4	2	1	[10]
окр. с. Вирга	1	1		- « -
окр. с. Яксарка	5	1		- « -
Ульяновская обл., окр. пос. Клин	3	1		- « -
Самарская обл., окр. пос. Ермаково	4	1		- « -
окр. пос. Бахилово	3	2		- « -
Саратовская обл., Воскресенский р-н, с. Афанасьевка	12	1		Наши данные
Тамбовская обл., Инжавинский р-н, с. Караул	1		1	[10]
Уметский р-н, с. Бибиково	1	1		- « -
Тамбовский р-н, окр. с. Стрельцы	4	1		Наши данные
Липецкая обл., Усманский р-н, Воронежский заповедник	12	1		Наши данные
Усманский р-н, окр. дер. Излегоще	3	1		Наши данные
Воронежская обл., окр. пос. Малая Приваловка	5	1		Наши данные
Хохольский р-н, окр. с. Семилукские Выселки	4	1		Наши данные
« - окр. пос. Новогремяченское	8	3		Наши данные

Очевидно, что вклад случайных и селективных факторов в поддержание полиморфизма по рассмотренной хромосомной мутации у *M. arvalis* формы *obscurus* может быть разным в различных ситуациях. Так, Ахвердян и др. [1] постулируют важную роль изоляции в повышении частоты акроцентрического варианта у полевков в горном Закавказье (до 40%), тогда как Гилева и др. [15] отмечают, что в поддержании стабильного хромосомного полиморфизма у обыкновенной полевки формы «obscurus» на Урале (6%) существенную роль играют селективные факторы, а также мейотический драйв. Нами рассмотрено значение некоторых из этих факторов (изоляция, отбор) в поддержании стабильного хромосомного полиморфизма у обыкновенных полевков формы *obscurus* из Центрального Черноземья и Поволжья.

Таблица 3

**Суммарные данные по распространению и встречаемости ПИ
в 5-й паре аутосом у *M. arvalis* формы "obscurus" по всему ее ареалу**

Место отлова			Число особей			Источник
			Всего	С инверсией		
				St/A	A/A	
Восточный Казахстан, Кокчетавская обл.			4	2		[27]; [24]
Кавказ	Армения	Окр. г. Еревана	2	1		[20]; [1]
		Дзорашен	32	6		
		Лернапат, Севанский перевал	29	3		
		Хот	26	2	1	
		Хот	17	2		
		Спитак	12	6	2	
		Арпилич	16	4		
		Мегринский перевал	13	1		
		Мартуни	12	2		
		Кармир Гюх	10	1		
		Арцваберд	9	6		
		Еринджатап	4	3		
		Алачукская	4	1	1	
		Шванидзор	3	2		
		Гергер	2	2		
		Зоравар	2	2		
		Атис	2		1	
	Леджан	6	1		[21];	
	Шаки	1			[1]	
	Азербайджан	Кедабегский р-н; окр. с. Залигель	3 8	1 3		
Зауралье, Курганская обл.			1	1		[19]
Южный Урал, окр. пос. Курмин			3	1		[17]
Челябинская обл., Восточноуральский запо- ведник			39	1		[14]
Алтай, пос. Черга			10	2		[17]
Новосибирская обл.			5	2		[24]
Горьковская обл., окр. Арзамаса			4	1		[12]
Пензенская обл., окр. с. Михайловка			4	2	1	[10]
Пензенская обл., окр. с. Вирга			1	1		- « -
Пензенская обл., окр. с. Яксарка			5	1		- « -
Ульяновская обл., окр. пос. Клин			3	1		- « -
Самарская обл., окр. пос. Ермаково			4	1		- « -
Самарская обл., окр. пос. Бахилово			3	2		- « -
Тамбовская обл., Инжавинский р-н, с. Караул			1		1	- « -
Тамбовская обл. Уметский р-н, с. Бибиково			1	1		- « -
Воронежская и Усманский р-н Липецкой обл., Воронежский заповедник			12	1		Наши данные
Воронежская обл., окр. пос. Малая Прива- ловка			5	1		Наши данные
Саратовская обл., Воскресенский р-н, с. Афа- насьевка			12	1		Наши данные

Кроме того, для изучения роли селективных факторов в формировании хромосомной изменчивости и соответственно популяционно-генетической структуры вида нами были изучены кариотипы обыкновенных полевков из зон влияния Чернобыльской АС (радиоактивные выбросы) в Брянской (n=3) и Гомельской (3) областях и из окрестностей Дивинилового завода (воздействие химических мутагенов) в Воронеже (n=4). Напомним, что распространение в окружающей среде химических и радиоактивных веществ, обладающих мутагенным действием, может привести к геномной нестабильности и усилить ее проявления в природных популяциях животных (Гилева и

др., 2005). Так, например, у полевки-экономки (*Microtus oeconomus*), характеризующейся практически по всему ареалу стабильным хромосомным набором, в зоне влияния ЧАЭС была обнаружена кариологически нестабильная популяция [23]. Для популяций обыкновенных полевок, подверженных длительному воздействию выше упомянутых факторов, также ожидаема вероятность расшатывания их интегрированных генных и хромосомных комплексов. Используемые в настоящем исследовании подходы позволяют выявлять структурные хромосомные перестройки у грызунов. Однако на наших незначительных выборках нам не удалось обнаружить каких-либо структурных хромосомных нарушений у обыкновенных полевок из исследованных загрязненных биотопов: *M. arvalis* формы *arvalis* из Брянской обл. (2n=46, NF=84) и *M. rossiaemeridionalis* (2n=54, NF=56) из двух других пунктов.

Таблица 4

Частоты распределения субтелоцентрической и акроцентрической хромосомы 5-й пары в изученных нами выборках *M. arvalis* формы *obscurus* в Нижнем Поволжье

№ п/п	Локалитет	Число животных				FO	p(ST)	q (A)	x ²
		St/St	St/A	A/A	Всего				
1	Вблизи пос. Афанасьевка Воскресенского р-на на Приволжской возвышенности, в Правобережье Саратовской обл.	11	1	-	12	0.96	0.04	0.0207	
2	В окрестностях пос. Дьяковка Краснокутского р-на, в Заволжье Саратовской обл.	13	-	-	13	1	0		
3	В окрестностях пос. Октябрьский Краснопартизанского р-на, в Заволжье Саратовской обл.	8	-	-	8	1	0		

В целом результаты, полученные нами в ходе анализа географической изменчивости кариотипа и внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма у обыкновенных и подземных полевок из Восточной Европы, рассмотренные на основе популяционно-генетической (адаптивной) гипотезы, а также с точки зрения гипотез расселения и исторической, с акцентированием внимания на роли факторов изоляции делают вклад в формирование представлений о закономерностях хромосомной изменчивости у этих модельных видов млекопитающих. Представленный материал использован для уточнения представлений о популяционно-генетической структуре исследованных видов полевок на территории Восточной Европы.

Список литературы

1. Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Тесленко С.В., 1999. Внутрипопуляционный аутосомный полиморфизм обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Закавказья // Генетика. – 1999. – Т. 35. – № 12. – С. 1687-1698.
2. Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Кариология и систематика кустарниковых полевок Кавказа и Закавказья (*Terricola*, *Arvicolinae*, *Rodentia*) // Зоол. журн. – 1992. – Т. 71. – Вып. 3. – С. 96-110.
3. Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Редкий случай хромосомной мутации у кустарниковых полевок *Terricola majori* (*Arvicolinae*, *Rodentia*) // Генетика. – 1997. – Т.33, № 6. – С. 852-854.
4. Баскевич М.И. Сравнительный анализ особенностей сперматозоидов и кариотипов у трех видов кустарниковых полевок *Terricola majori*, *T. daghestanicus*, *T. subterraneus* (*Rodentia*, *Cricetidae*) с территории бывшего СССР // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76, вып. 5. – С. 567-607.
5. Баскевич М.И., Козловский А.И., Митев Д.Б. Новые данные по хромосомной изменчивости подземной полевки *Terricola subterraneus* (*Rodentia*, *Cricetidae*) // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79. – Вып. 11. – С. 1355-1360.
6. Баскевич М.И., Крысанов Е.Ю., Малыгин В.М., Сапельников С.Ф. Новые данные по хромосомной изменчивости подземной полевки *Microtus (Terricola) subterraneus* (*Rodentia Arvicolidae*) на территории России и Украины // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86, вып. 3. – С. 369-376.



7. Баскевич М.И., Опарин М.Л., Соколенко О.В., Авилова Е.А. Новые данные по хромосомной изменчивости и распространению видов-двойников *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolitae) в Нижнем Поволжье // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87, вып. 11. – С. 1382-1390.
8. Баскевич М.И., Потапов С. Г., Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Власов А.А., Опарин М.Л., Миронова Т.А., Авилова Е.А. К распространению и изменчивости видов-двойников *Microtus arvalis s.l.* (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье по хромосомным и молекулярно-генетическим данным // Зоол. журн. – 2009 – Т.88. – № 4. – С. 473-487.
9. Борисов Ю.М. Процесс увеличения числа и вариантов системы В-хромосом мышей *Apodemus peninsulae* в популяции горного Алтая за 26-летний период // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 9. – С. 1227-1237.
10. Быстракова Н.В. Ареалы хромосомных видов-двойников обыкновенных полевков (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) в Среднем Поволжье // Териологические исследования. – СПб.: Изд-во РАН. – 2003. – Вып. 3. – С. 94-104.
11. Волобуев В. Т. В-хромосомы млекопитающих // Успехи соврем. биологии. – 1981. – Т. 86, № 3. – С. 387-402.
12. Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Белянин А.Н., Крал Б., Фрисман Л.В. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки дивергенции видов-двойников обыкновенных полевков *M. arvalis* и *M. epiroticus* // Зоол. журн. – 1984. – Т. 63, вып. 10. – С. 1555-1565.
13. Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. – М.: Наука. – 1990. – 141 с.
14. Гилева Э.А., Чепраков М.И., Нохрин Д.Ю. Полевки *Microtus* группы *arvalis* (Rodentia, Cricetidae) на Урале // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75, Вып. 9. – С. 1436-1439.
15. Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Полявина О.В. Полевки группы *Microtus arvalis* на Урале: геномная нестабильность и хромосомный полиморфизм // ДАН. – 2005. – Т. 405, № 5. – С. 699-701.
16. Загороднюк И.В. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус *Pitymys ukrainicus* (Rodentia) // Вестник зоол. – 1988. – № 4. – С. 50-55.
17. Загороднюк И.В., 1991. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia): Таксономическая оценка // Вестн. зоол. – 1991. – № 1. – С. 36-45.
18. Ивантер Э.В., Моисеева В.П., Моисеева Е.А. Периферические популяции – эволюционные форпосты вида // Современные проблемы биол. эволюции. – М., 2007. – С. 83-87.
19. Ковальская Ю.М. К вопросу о распространении серых полевков группы “*arvalis*” (Rodentia, Mammalia) в Казахстане // Зоол. журн. – 1994. – Т. 73, вып. 3. – С. 120-125.
20. Козловский А.И., Булатова Н.Ш., Новиков А.Д. Двойной эффект инверсии в кариотипе обыкновенной полевки // ДАН. – 1988. – Т. 298, № 4. – С. 994-997.
21. Кулиев Г.Н. Изучение кариотипов обыкновенных полевков из разных географических точек Азербайджанской ССР // Изв. АН АзССР. Сер.: Биол. наук. – 1978. – № 5. – С. 84-88.
22. Михайлова Т.В., Берштейн А.Д., Балакирев А.Е., Апекина Н.С., Альбов С.А., Новохатка А.Д. Некоторые черты биологии полевков *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) и их взаимосвязь с хантовиром Tula // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87, вып. 2. – С. 239-247.
23. Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Рябов И.Н. Идентификация структурной перестройки в кариотипе полевки-экономки из Чернобыля методами дифференциальной окраски хромосом // Генетика. – 1994. – Т.30, № 3. – С. 361-366.
24. Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 : коллективная моногр. / отв. ред. Соколов В.Е., Башенина Н.В. – М.: Наука, 1994. – 429 с.
25. Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих. – М: Наука, 1974. – 207 с.
26. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – М.: Наука, 1983. – 405 с.
27. Раджабли С.И., Графодатский А.С. Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматина) // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 231-248.
28. Соколов В.Е., Баскевич М.И. Новая хромосомная форма одноцветных мышовок из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоол. журн. – 1992. – Т. 71, вып. 8. – С. 94-103.
29. Dobzhansky Th., 1948. Genetics of natural populations. XZVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* // Genetics. – 1948. – V. 33. – P. 158-176.
30. Howell W.M., Black D.A. Controlled silver-staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method // Experientia. – 1980. – V. 36. – P. 1014-1015.

31. Gamperl R., Ehmann Ch., Bachmann K. Genome size and heterochromatin variation in rodents // *Genetica*. – 1982. – Vol. 58, № 3. – P. 199-212.
32. Jordan M., Kowalski K., Kubiak R., Rudek Z. Cytotaxonomic studies of the genus *Pitymys* in Poland // *Folia Biol. (Warszawa)*. – 1971. – Vol. 19, № 4. – P. 443-447.
33. Kral B., Zima J. Chromosomal polymorphism in *Pitymys subterraneus* (Microtidae, Rodentia) // *Folia Zool. (Brno)*. – 1978. – Vol. 27, № 1. – P. 13-24.
34. Matthey R. Caryotypes de murides et de dendromurides originaires de Republique Centrafricaine // *Mammalia*. – V. 34. - № 3. – P. 459-466.
35. Sablina O.V., Zima J., Rajabli S.I. et al. New data on karyotype variation in the pine vole, *Pitymys subterraneus* (Rodentia, Arvicolidae) // *Vestn. Cs. Spolec. Zool. (Praha)*. – 1989. – Vol. 53. – P. 295-299.
36. Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // *Exp. Cell Res.* – 1972. – Vol. 75. – P. 304-306.
37. White M.J.D., Lewontin R.C., Andrew L.E. Cytogenetics of the grasshopper *Moraba scurra*. VII. Geographic variation of adaptive properties of inversion // *Evolution*. – 1963. – Vol. 17, № 4. - P. 147-162.
38. Zima J. A chromosomal banding study of *Pitymys subterraneus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Folia Zool. (Brno)*. – 1984. – Vol. 33, № 3. - P. 223-238.
39. Zima J. Chromosomal and epigenetic variation in a population of the pine vole, *Pitymys subterraneus* // *Folia Zool. (Brno)*. – 1986. – Vol. 35, № 4. – P. 333-345.

KARYOTYPE AS A MARKER OF POPULATION-GENETIC SPECIES STRUCTURE ON EXAMPLE OF COMMON AND PINE VOLES (*MICROTUS*, ARVICOLINAE, RODENTIA) FROM THE EAST EUROPE

M.I. Baskevich¹

V.M. Malygin²

N.M. Okulova¹

S.F. Sapelnikov³

M.L. Oparin¹

E.Yu. Krisanov¹

A.A. Savarin⁴

¹ Severtsov Institute of Ecology
and Evolution RAS

Leninskii Av., 33, Moscow, 119071, Russia

E-mail: mbaskevich@mail.ru

² Biological Department of Moscow State
University

GSP-1, Moscow, 119991, Russia

³ Voronezhskii State Reserve

Set. Krasnolesny, Voronezh Dist. 394080,
Russia

⁴ F. Scorina Gomel State University

Soviet St., 104, Gomel', 246019, Belarus'

E-mail: a_savarin@mail.ru

The karyotype as marker of the population-genetic species structure has been considered using our own data for *Microtus (Terricola) subterraneus*, pine vole and *Microtus arvalis* s.l., common vole from the territory of the East Europe. The emphasis has been placed on the geographic distribution and frequency of rearranged (a pericentric inversion and a duplication) chromosomes № 5 in *M. arvalis* form «obscurus» and № 1 in *M. (T.) subterraneus* (2n=52). Besides other chromosome rearrangements fixed in a few populations of common voles and pine vole from the East Europe are taken into consideration using our own material. The mechanisms of chromosome polymorphism and intraspecific population chromosome variability are discussed. The attempt to estimate the role of accidental and selective factors in the forming of this chromosome variability has been represented.

Key words: karyotype-marker, chromosome rearrangements, fixation, geographic distribution, frequency, population-genetic species structure, *Microtus arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*, *M. (T.) subterraneus*.