

**Полиморфизм и хромосомная изменчивость  
*Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentiformes)**

Я. Зима, И. В. Загороднюк, В. А. Гайченко, Т. О. Жежерина

**Polymorphism and chromosomal variability in *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentiformes). Zima J., Zagorodnyuk I. V., Gajchenko V. A., Zhezherina T. O.** — Vestn. zool., 1991, N 4. — New data on distribution and karyology of 54-chromosomal species from the "arvalis"-group are presented. Caryotypes of 81 specimens from 20 localities of Greece, Bulgaria and Ukraine were studied and no chromosomal aberrations were established. On the basis of our and literature data geographical distribution and frequencies of chromosomal variations in the populations of *M. rossiaemeridionalis* were revised and calculated. As result, total list consist of 8 structural rearrangements registered in 25 specimens (3,8% of investigated by different authors) from 6 populations (2 % of investigated). All abnormal karyotypes were found in south-western part of the *M. rossiaemeridionalis* area. Frequences of most of them are highest in Danube delta. The pericentric inversion in the biggest autosomal pair ("comvar") is considered as only true chromosomal polymorfism. All the other types of chromosomal variations listed are suggested as individual aberrations. Frequency of the pericentric inversion of "comvar" chromosomes (Sm-centric instead of normal A-centric) in the polymorphic populations is  $p = 13,04\%$ . Distribution of "comvar" morphotypes corresponds to Hardy-Weinberg's law.

*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 — кариологически один из наиболее хорошо изученных видов Arvicolidae. Обусловлено это тем, что до разработки морфологических критериев (Загороднюк, 1991а) диагностика видов группы "arvalis" проводилась преимущественно с использованием кариологических методов. Долгое время считалось, что этот вид имеет неизменный кариотип с  $2n = 54$  и  $NF = 56$  (Малыгин, 1983). Однако выявляемые в последнее время случаи его изменчивости позволяют заключить, что в пределах юго-западной группы популяций существует полиморфизм, определяемый изменениями положения центромеры в ряде аутосомных пар (Zima et al., 1981; Velcheva et al., 1985 и др.). Анализ таких фактов, дополняемый новыми данными по кариологии вида из ряда ранее не исследованных местностей, и лег в основу данной работы.

**Материал.** Сборы *Microtus* ex gr. "arvalis" проведены в 1977–1989 гг. в примерно 80 местностях Украины, Болгарии и Греции. Всего кариотипировано около 250 экземпляров, из которых 81 из 20 местностей дигностированы как *M. rossiaemeridionalis* ( $2n = 54$ ). В отличие от симпатричного вида-двойника *M. arvalis* исследуемый вид населяет широкий спектр биотопов — от остепненных лугов и стогов до лесополос и плавней. Номера пунктов сбора соответствуют приведенным на карте (рис. 1):

**Греция:** (1) — Перама, ном Янина (terra typica *epiroticus*), 1 экз., 1985; (2) — Ефира, р-н Салоники, 1 экз., 1983; (3) — там же, Кумина, 1 экз., 1983. **Болгария:** (4) — Baldevo, р-н Благоевграда, 1 экз.; (5) — Ален Мак (ЮВ Болгария), 1 экз.; (6) — Бургас, 1 экз.;

**Украина (южная половина):** (7) — Вилково, о-в Полуденный в Килийском гирле, 2 км от моря, плавни у уреза воды, 1 экз.; (8) — Белгород-Днестровский (18 км Зап.), поле люцерны, 1 экз.; (9) — Херсонская обл., Черноморский заповедник, с. Рыбальче, поды между заросшими барханами, 2 экз.; (10) — Аскания-Нова, лесополосы, 10 экз.; (11) — Молочный лиман, Степановка, 2 экз.; (12) — Первомайский р-н, между Геновка и Романова-Балка, 4 экз.; (13) — там же, Мигея, лесные поляны в каньоне Ю.Буга, 2 экз. **Украина (северная половина):** (14) — Кременец, 1 экз.; (15) — Канев, склоны прав. берега Днепра, опушка леса и о-в Круглик; (16) — Белая Церковь, посев клевера (5 экз.) и стог соломы (1 экз.); (17) — Киев, ЮЗ окраина, Чабаны, скирда соломы, 3 экз.; ЮВ окраина, поля орошения, 3 экз.; (18) — Чернобыльский р-н, Копачи, Нов. Красница, Ново-Шепеличи, залужение, 37 экз.; (19) — Полтавская обл., Пирятинский р-н, Малютинцы, стог соломы, 2 экз.; (20) — Козельщина, посев клевера, 1 экз.

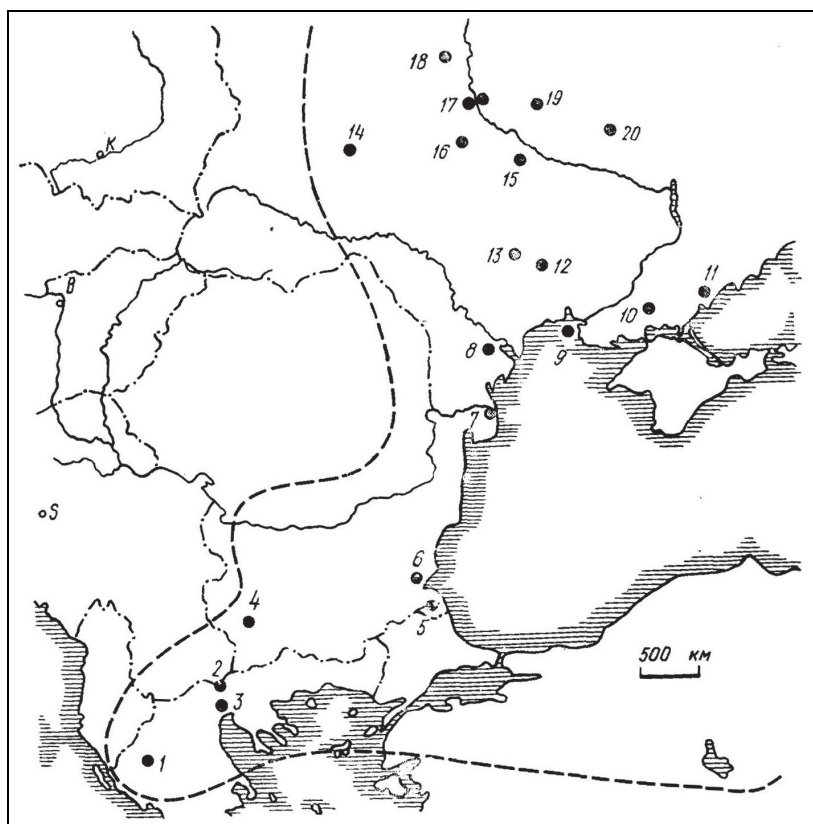


Рис. 1. Географическое распространение *Microtus rossiaemerdionalis* и места сбора материала для данного исследования.

Мы искренне признательны своим коллегам Д-ру Вл. Вогралику и Д-ру Д. Фринта (Университет Праги), И. В. Жежерину и С. В. Межжерину (Институт зоологии АН Украины), С. В. Тесленко (Полтавский пединститут) и Л. Г. Виноградской (Киевский Университет) за предоставленные материалы и помощь в отлове животных.

**Нормальный кариотип *Microtus rossiaemerdionalis*.** В норме кариотип восточноевропейской полевки состоит из 54 хромосом,  $2n = 54$ ,  $NF = 56$ ,  $X — M$ ,  $Y — A$ . Основная часть хромосомного набора представлена акроцентриками, образующими непрерывно убывающий размерный ряд. Исключение составляют две аутосомных пары (наибольшая и наименьшая в наборе) и пара половых хромосом. Такой кариотип отмечен в большинстве исследованных популяций *M. rossiaemerdionalis* (рис. 1, А).

**Хромосомная изменчивость.** Отклонения от описанного хромосомного набора выявлены в ряде популяций юго-западной части ареала вида. В общей сложности хромосомная изменчивость выявлена в 7 локальных местонахождениях вида при примерно 300 изученных к настоящему времени (около 2%). Аномалии выявлены, соответственно, у 25 особей из примерно 650 изученных (около 3,8%).

Вся зарегистрированная изменчивость отнесена на счет 8 структурных перестроек хромосом, в том числе — 5 перичентрических инверсий (4 из них в аутосомах), из которых 4 зарегистрированы в гомозиготном состоянии, 1 диссоциации (X-хромосома), 1 потери аутосомной пары и 2 случаев мозаицизма по Робертсоновским транслокациям аутосом. Эта информация сведена в таблице 1.

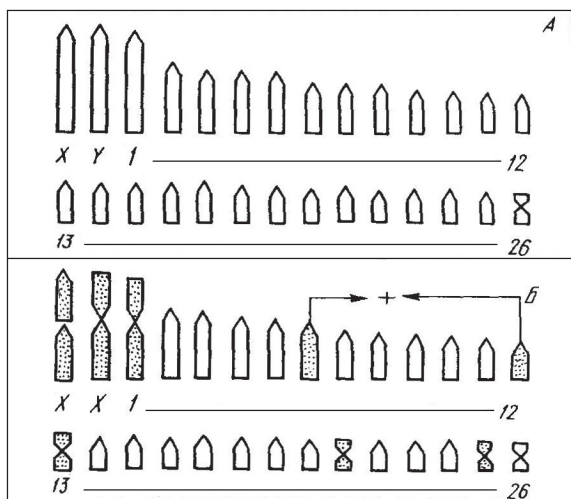


Рис. 2. Идиограмма нормального хромосомного набора *Microtus rossiaemeridionalis* (А) и выявленные у этого вида структурные перестройки хромосом (Б).

**Полиморфизм по числу хромосом.** Описано только 2 случая мозаицизма по  $2n$ , зарегистрированных — на острове Св. Георгия в дельте Дуная (Raicu et al., 1986) и в долине реки Аракс в Армении (Малыгин, Орлов, 1975). В первом случае у одного из 5 исследованных экземпляров выявлен клон клеток с  $2n = 50$ , тогда как во втором случае мозаиками оказались 3 особи из 7 кариотипированных. В костно-мозговой ткани у них от 38 до 94 % клеток имели  $2n = 53$ , что авторы связывают с центрическим соединением средне-размерных аутосом (Малыгин, 1983). Помимо этого случая *M. rossiaemeridionalis* в Закавказье больше ни разу не зарегистрирована. Возможно, эту находку следовало бы относить к другому виду — *M. transcaspicus*, для которого подобное центрическое слияние является нормой.

Еще один необычный кариотип описан для одного из 5 изученных *rossiaemeridionalis* из дельты Дуная (Gavrila et al., 1985): у этого экземпляра  $2n = 52$ , что авторы связывают с полной утратой одной из наиболее мелких аутосомных пар (*G*-окраска). Подобные различия у ряда палеарктических Arvicolini имеют место на межвидовом уровне (Агаджанян, Яценко, 1984). Все эти случаи изменчивости являются абберациями и мы не имеем оснований рассматривать их как проявления полиморфизма популяций.

**Вариации содержания *C*-гетерохроматина.** Во всех случаях получена сходная картина распределения *C*-гетерохроматина в хромосомах, где он локализован в виде ярких прицентромерных блоков во всех аутосомальных парах; *X*-хромосома имеет крупный *C*-блок в дистальной части, *Y*-хромосома целиком гетерохроматиновая (Белчева и др., 1977; Загороднюк, 1985; Малыгин, Яценко, 1986; наши данные). Общее его содержание — 25,8 % от длины диплоидного набора самки — является одним из наибольших у Arvicolini (Загороднюк, 1990). По данным В. М. Малыгина (1983) *C*-блок в *X*-хромосоме составляет 1/3 ее длины, тогда как по нашим данным — около 1/2, но эти расхождения мы связываем с различной трактовкой сходных данных.

В первой паре аутосом (*comvar*) *C*-блок несколько более мелкий чем в других парах. В то же время у особей с измененным положением центромеры (*A*→*M*) *C*-блоки отсутствуют (Belcheva et al., 1985). У *M. obscurus* полиморфизм по морфологии этой аутосомной пары (*A*→*St*) также сопряжен с потерей *C*-блока в *St*-центрическом гомологе (Воронцов и др., 1984; Загороднюк, 1991).

В одном из недавно открытых островных изолятов в Скандинавии (очевидный завоз человеком) выявлена особь (1 из 6 изученных) с делецией большого участка гетерохроматина на одном из гомологов *X*-хромосомы (Fredga et al., 1990). Это отчасти сходно с абберацией, описанной в работе Белчевой с соавт. (табл. 1).

Таблица 1. Встречаемость отдельных типов хромосомной изменчивости в популяциях *Microtus rossiaemeridionalis*

Местность	Вариации 2n	Вариации NF	Источник
о-в Орлов, залив Тендра, 30 экз., 2n = 54, NF = 56–61	нет	10 экз. <i>PI</i> ( <i>A/Sm</i> ) пары <i>comvar</i> и 2-х среднелких парах аутосом ( <i>M/M</i> )	Гайченко, 1976
там же, 15 экз., 2n = 54, NF = 56–57	нет	<i>PI</i> ( <i>A/Sm</i> ) в паре <i>comvar</i> , 1 экз.	Загороднюк, 1990
Армения, долина Аракс, 7 экз., 2n = 53–54, NF = 56	3 экз. <i>M</i> ( <i>RT</i> 2-х мелких пар аутосом)	нет	Малыгин, Орлов, 1975; Малыгин, 1983
Болгария, Толбухин, 14 экз., 2n = 54–55, NF = 56–57	диссоциация <i>X</i> -хромосомы 1 экз.	<i>PI</i> ( <i>A/Sm</i> ) в паре <i>comvar</i> , 2 экз.	Belcheva et al., 1985
Дельта Дуная, о-в Св. Георгия, 9 экз., 2n = 54, NF = 56–57	нет	то же, 1 экз.	Zima et al., 1981
там же, 5 экз. 2n = 52, 54 NF=54, 56	1 экз.: <i>Del</i> наименьшей акроцент. пары	нет	Gavrila et al., 1984
там же, 5 экз., 2n=50, 54; NF=58	1 экз. <i>M</i> (2n=54/50)	<i>PI</i> в <i>X</i> - и 2-х парах мелких аутосом, все гомозиготы	Raicu et al., 1986

Примечание: *M* — мозаик, *PI* — перичентрическая инверсия, *Del* — утрата, *RT* — робертсоновская транслокация.

**Полиморфизм по числу хромосомных плеч.** Из размерного ряда хромосом своими крупными размерами выделяется пара половых хромосом (*X*, *Y*) и первая пара аутосом (*comvar*). Именно для них и отмечена популяционная изменчивость.

Диссоциация *X*-хромосомы выявлена у одной самки из Болгарии (Belcheva et al., 1985). Это единственный подобный случай у полевок, который, по мнению авторов, свидетельствует о ее сложно-составной структуре (*X*-аутосомная транслокация?). Очевидно, разрыв произошел по краю гетерохроматинового блока, занимающего дистальную половину *X*-хромосомы. У близкого вида *M. transcaspicus* *G*-рисунок *X*-хромосомы полностью инвертирован (Малыгин, 1983), следовательно, формирование или активация латентных центромер в *X*-хромосоме *arvalis* s. l. может происходить относительно легко.

Наиболее распространенным является иной тип изменчивости, впервые описанный для популяции острова Орлов в Тендровском заливе, восточнее устья Днепра (Гайченко, 1976). Из 30 кариотипированных особей 10 оказались носителями 3 структурных перестроек. Известно, что 1 самец имел крупную пару *M*-центрических аутосом (*NF* = 58), и еще по крайней мере одна особь — крупный непарный *M*-центриков и 2 пары среднеразмерных (помимо стандартной наименьшей пары) *M*-центриков, *NF* = 61. Общее число гетерозигот (*A/Sm*) по паре *comvar* составило 9 экземпляров. Повторное обследование этой популяции в 1987 году показало, что лишь 1 из 15 особей имела одну непарную крупную двуплечую аутосому (Загороднюк, 1990а). Снижение частоты структурной перестройки с 18,3 до 3,3 % можно объяснить затоплением значительной части острова в 1982 г.

Таблица 2. Соотношение частот встречаемости *A*- и *M*-центрического морфотипов пары *comvar* в полиморфных популяциях *Microtus rossiaemeridionalis*

Местность	Соотношение, экз.						Частота		Источник
	наблюдаемое			ожидаемое			<i>M</i> -типа		
	<i>AA</i>	<i>AM</i>	<i>MM</i>	<i>AA</i>	<i>AM</i>	<i>MM</i>	%	n	
о. Орлов	20	9	1	20,0	9,0	1,0	1,0	30	Гайченко, 1976
там же	14	1	0	14,0	1,0	0,0	3,33	15	Загороднюк, 1990 а
о. Св. Георгия	6	3	0	6,2	2,5	0,3	16,67	9	Zima et al., 1981
там же	5	0	0	5,0	0,0	0,0	0,00	5	Gavrila e.a., 1984
там же	0	3	2	0,5	2,1	2,5	70,0	5	Raicu et al., 1986
Болгария	26	2	0	26,0	1,9	0,0	3,57	28	Belcheva et al., 1985
в целом:									расхождение частот
о. Орлов	34	10	1	33,8	10,4	0,8	13,33	45	$\chi^2 = 0,067, P > 0,1$
о. Св. Георгия	11	6	2	10,3	7,4	1,3	26,32	19	$\chi^2 = 0,690, P > 0,1$
все выборки	71	18	3	69,6	20,9	1,6	13,04	92	$\chi^2 = 1,656, P > 0,1$

Наиболее структурно нестабильным оказался кариотип полевок из дельты Дуная, остров Св. Георгия. В 1981 году полиморфизм по первой аутосомальной паре был выявлен нами при изучении выборки из 9 экземпляров (Zima et al., 1981), один из которых оказался структурной гетерозиготой (*A/M*,  $p = 16,7\%$ ). В дальнейшем та же изменчивость выявлена в ближайшей популяции (Raicu et al., 1986), но авторы интерпретировали это как диморфизм половых хромосом. Очевидно, что по воле случая гетерозиготными по инверсии оказались особи гетерогаметного пола (3 ♂):  $p = 70$  (!) %

Параллельно тот же тип изменчивости выявлен в материковой популяции из Болгарии (Belcheva et al., 1985). 2 особи из района города Толбухин оказались структурными гетерозиготами (*A/Sm*). Известно, что *57 arvalis* s. l. происходили из 4 местностей, в 2-х из них выявлены только *M. rossiaemeridionalis* и в одной оба вида-двойника. Если допустить, что выборки были сравнимого объема (около 14 экз.), то  $p = 7,02\%$ .

**Географическое распространение хромосомных перестроек.** Как следует из проанализированных выше данных, хромосомная изменчивость *M. rossiaemeridionalis* не связана лишь с островными эффектами и, следовательно, является исторически давним «приобретением» вида. Очевидно, что наибольшая концентрация хромосомно полиморфных популяций наблюдается в юго-западной части видового ареала, что мы связываем с историей его формирования. Несомненно, что на равнины Восточной Европы вид расселился относительно недавно, после эпохи Днепровского оледенения. Наиболее вероятным центром его формирования были Малая Азия и Балканы, о чем свидетельствует и тот факт, что на юге-востоке Европы сохраняется наибольшее кариотипическое разнообразие вида.

На левобережье Дуная и в его дельте выявлено все 5 известных для вида типа хромосомной изменчивости — инверсия в первой маркерной паре аутосом, мозаицизм по *2n*, диссоциация X-хромосомы, перичентрические инверсии в средне-мелких аутосомах, делеция наименьшей аутосомальной пары акроцентриков. В полиморфных популяциях частота структурной перестройки в первой паре аутосом составляет в среднем 10–20 %, примерно с той же частотой встречаются особи с аномальными кариотипами по всей юго-западной части ареала. Не исключено также, что эта изменчивость отчасти связана с более общим явлением проявления широкой хромосомной изменчивости в районах выхода и концентрации естественных мутагенов (см. Vognatsov, Lyarunova, 1984).

- Агаджанян А. К., Яценко В. Н. Филогенетические связи полевок северной Евразии // Сборн. Тр. зоол. музея МГУ. — 1984. — 22. — С. 135–190.
- Белчева Р. Г., Пешев Ц. Х., Раджабли С. И. Анализ хромосомного набора болгарской популяции обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) // Зоол. журн. — 1977. — 56, вып. 2. — С. 315–317.
- Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Белянин А. Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевок *Microtus arvalis* и *M. epiroticus* // Там же. — 1984. — 63, вып. 10. — С. 1555–1565.
- Гайченко В. А. Хромосомный полиморфизм обыкновенной полевки Украины // Проблемы экол. и морфол. животных. — М.: Изд-во МГУ, 1976. — С. 6–8.
- Загороднюк И. В. Об изменчивости кариотипа обыкновенных полевок // Вестн. зоол. — 1985. — № 6. — С. 79–82.
- Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (Rodentia, Arvicolini). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа // там же. — 1990. — № 2. — С. 26–37.
- Загороднюк И. В. Закономерности проявления хромосомного полиморфизма у полевок трибы Arvicolini (Rodentia) // Фенетика природных популяций. — М., 1990а. — С. 88–90.
- Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестн. зоол. — 1991. — № 1. — С. 36–45.
- Загороднюк И. В. Систематическое положение *Microtus brevirostris* (Rodentiformes): материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis" // Вестник зоологии. — 1991. — № 3. — С. 26–35.
- Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок. — М.: Наука, 1983. — 208 с.
- Малыгин В. М., Орлов В. Н. Хромосомные мозаики в популяции 54-хромосомной обыкновенной полевки *Microtus subarvalis* из Армении // Материалы Всесоюз. совещ. по систематике и цитоген. млекотипающих. — М.: Наука, 1975. — С. 28–29.
- Малыгин В. М., Яценко В. Н. Номенклатура видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Mammalia) // Зоол. журн. — 1986. — 65, вып. 4. — С. 579–591.
- Belcheva R. G., Topaschka-Ancheva M. N., Gerassimov S. Kariological characteristics of *Microtus epiroticus* in Bulgaria // Докл. Болг. АН. — 1985. — 38, N 11. — P. 1555–1557.
- Fredga K., Jaarola M., Ims R. A. et al. The "common vole" in Svalbard identified as *Microtus epiroticus* by chromosomal analysis // Polar Research. — 1990. — 8. — P. 283–290.
- Gavrila L., Lungeanu A., Stepan C., Murariu D. The cytogenetic study of the species *Microtus epiroticus* (Ondrias, 1966) (Mammalia, Arvicolidae) from Romania // Trav. Mus. Hist. Nat. "Gr. Antipa". — 1984. — 25. — P. 341–346.
- Raicu P., Duma D., Hamar M., Tuta A. Polimorfismu cromosomal la populatii alopatrice de *Microtus arvalis* Pall. si *M. epiroticus* // An. Univ. Bucuresti Biol. — 1986. — 35. — P. 75–81.
- Vorontsov N. N., Lyapunova E. A. Explosive chromosomal speciation in seismic active region // Chromosomes Today. — 1984. — 8. — P. 279–294.
- Zima J., Cerveny J., Hrabe V. et al. On the occurrence of *Microtus epiroticus* in Rumania (Arvicolidae, Rodentia) // Folia zool. (Brno). — 1981. — 30, N 2. — P. 139–146.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев)

Институт систематической и экологической биологии Чешской и Словацкой АН (Брно)

Получено 19.06.1990

**Полиморфизм и хромосомная изменчивость *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentiformes). Я. Зима, И. В. Загороднюк, В. А. Гайченко, Т. О. Жежерина // Вестник зоологии. — 1991. — N 4. — С. 48–53.** — Представлены новые данные по распространению и кариологии 54-хромосомного вида группы *Microtus "arvalis"*. В общей сложности изучены кариотипы 81 особи из 20 местностей Греции, Болгарии и Украины; хромосомные абберации у них не выявлены. На основе оригинальных данных и анализа литературы проведена ревизия данных по хромосомной изменчивости в популяциях *M. rossiaemeridionalis*. В общей сложности установлено наличие 8 типов хромосомной изменчивости, выявленной у 25 особей (3,8 % от числа изученных) из 6 местностей (2 % от числа изученных). Все отклонения от нормы обнаружены только в юго-западной части видового ареала при наибольшей концентрации числа и частот хромосомных вариантов в популяции из дельты Дуная. Как истинный хромосомный полиморфизм можно рассматривать только изменчивость положения центромеры в наибольшей паре аутосом ("comvar"), все другие типы изменчивости рассматриваются как индивидуальные абберации. Частота перичентрической инверсии в паре "comvar" (Sm-центрический морфотип против A-центрического в норме) в полиморфных популяциях составляет  $p = 13,04\%$ . Распределение частот встречаемости морфотипов этой пары хромосом соответствует ожидаемому по закону Харди-Вайнберга. Илл. 2. Табл. 2. Библ. 18.