

## МНОЖЕСТВЕННЫЙ ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У МЫШОВОК ГРУППЫ *subtilis* (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista* sp.) ИЗ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

© 2023 г. М. И. Баскевич\*, @, М. Л. Опарин\*

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: mbaskevich@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2022 г.

После доработки 16.09.2022 г.

Принята к публикации 16.09.2022 г.

На основе цитогенетического анализа (рутинная, G-, C- и AgNOR окраски хромосом) приведены новые данные по хромосомному полиморфизму в выборке ( $n = 13$ ) из популяции *Sicista* sp. 1, вида-двойника мышовок группы *subtilis* из Саратовского Правобережья. Показано, что в исследованной полиморфной популяции из северной части ареала вида (Воскресенский р-н Саратовской обл.) число хромосом в кариотипах варьирует от  $2n = 22$  до  $2n = 24$ , число плеч аутосом от  $NFa = 39$  до  $NFa = 44$ ; всего обнаружено 6 вариантов кариотипа: с  $2n = 24$ ,  $NFa = 44$ ;  $2n = 24$ ,  $NFa = 43$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 40$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 41$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 39$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 40$ . С помощью G-окраски хромосом показано, что обнаруженный внутривидовой хромосомный полиморфизм у *Sicista* sp. 1 обусловлен наличием двух типов перестроек: тандемная транслокация, вовлекающая двуплечие аутосомы №№ 4 и 10 и перичентрическая инверсия в паре аутосом № 6. Выявлено устойчивое преимущество гетерозигот по обоим структурным хромосомным мутациям, а обнаруженный хромосомный полиморфизм характеризуется как сбалансированный или гетерозиготный. Обсуждается потенциальная роль выявленного хромосомного полиморфизма в хромосомной эволюции и адаптивной стратегии вида.

**Ключевые слова:** видообразование, кариотип, изменчивость, хромосомные перестройки, популяция, *Sicista*, млекопитающие

DOI: 10.31857/S1026347022700020, EDN: GZXQLR

Принято считать, что у млекопитающих кариотип является видовым признаком (Воронцов, 1958; Matthey, 1970; Орлов, 1974). Однако по мере накопления данных по кариологии этого класса позвоночных животных, стало очевидным, что это утверждение небесспорно. Так, к середине 1980-х гг., было известно о 4% кариологически полиморфных видов среди 1500 изученных (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), а позднее к концу 1990-х гг. уже у 150 видов среди более чем 2100 кариологически исследованных видов млекопитающих был выявлен хромосомный полиморфизм, что составило величину порядка 7% (Раджабли, Графодатский, 1977; Орлов, Булатова, 1983; Иваницкая, 1990). В дальнейшем, главным образом, за счет представителей отряда Rodentia, число известных кариологически полиморфных видов млекопитающих возросло, а представления о степени хромосомной изменчивости у ранее изученных видов дополнены новыми сведениями (Ахвердян и др., 1999; Анискин и др., 2003; Huang *et al.*, 2006; Kartavtseva *et al.*, 2008; Баскевич и др., 2008; Romanenko *et al.*, 2019; Galindo *et al.*, 2021; Картавцева и др.,

2021; и др.). При этом у большинства кариологически полиморфных видов был выявлен и продолжает активно изучаться определенный тип хромосомных перестроек. Например, для обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* характерен распространенный по всему ареалу вида Робертсоновский (Rb) полиморфизм (Щипанов, Павлова, 2016 и др.), у слепушонки *Ellobius tancrei* хромосомная изменчивость также связана с Rb полиморфизмом (Ляпунова и др., 1990; Baklushinskaya, Lyapunova, 1995; и др.). А например, хромосомный полиморфизм у африканской многососковой крысы *Mastomys erythroleucus* (Dobigny *et al.*, 2010) или же в ряде популяций с Кавказа (Ахвердян и др., 1999) и Русской равнины (Баскевич и др., 2008) алтайской полевки *Microtus obscurus*, или в некоторых популяциях степной мышовки *Sicista subtilis* s. str. (Kovalskaya *et al.*, 2011) связан с перичентрическими инверсиями. Полиморфизм по редким тандемным транслокациям, как правило, не в гетерозиготном состоянии, отмечен в природных популяциях млекопитающих pp. *Stenomys*, *Taterillus*, *Sicista*, *Uroderma*, *Muntiacus*, *Mazama*

(см. Dobigny *et al.*, 2017; Galindo *et al.*, 2021). В целом, имеющаяся по внутривидовому хромосомному полиморфизму информация пока немногочисленна и противоречива (Орлов, Булатова, 1983; Иваницкая, 1990; Гилева, 1990; Zima, 2000; Dobigny *et al.*, 2017), и некоторые вопросы в изучении этого явления, поставленные в ряде аналитических обзоров (Иваницкая, 1990; Гилева, 1990; Баклушинская, 2016; Dobigny *et al.*, 2017; Martinez *et al.*, 2017; Damas *et al.*, 2021), по-прежнему ждут решения. Так, до сих пор остается открытым вопрос, почему в группах близкородственных видов млекопитающих одни виды имеют полиморфные кариотипы, тогда как у других – хромосомные наборы характеризуются мономорфизмом; не ясно, связаны ли системы внутривидовой хромосомной изменчивости с видообразованием или же с адаптивной стратегией видов, а главное, каковы причины возникновения и поддержания внутривидового хромосомного полиморфизма в популяциях млекопитающих. В отношении ответа на последний вопрос существует несколько гипотез. Так, предполагается, что хромосомный полиморфизм в каждом конкретном случае обусловлен разными причинами и имеет свою историю. Высказывалась точка зрения о хромосомном полиморфизме как возможном пути симпатрического видообразования (Matthey, 1970). Предложенные позднее гипотезы: историческая (=филогенетическая), расселения (=преадаптивная), как правило, основывались на аллопатрическом формообразовании, и скорее, имели отношение к межпопуляционной хромосомной изменчивости, чем к внутривидовому хромосомному полиморфизму (Загороднюк, 1991). 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 популяциях (Волобуев, 1981; Борисов, 2008; и др.). Адаптивное значение хромосомного полиморфизма по перестройкам, затрагивающим изменение положения генов: в частности, перисентрические инверсии (ПИ)), доказанное, в частности, для двукрылых насекомых (Dobzhansky, 1948; Ayala *et al.*, 2017), постулируется и для млекопитающих (Орлов, 1974). Сложнее обстоит дело с хромосомными перестройками, затрагивающими изменение числа хромосом: Rb (Робертсоновские), TT (тандемные транслокации), а также по количественным изменениям в хромосомах (делеции – дубликации) (Орлов, 1974). Следует упомянуть, что адаптивность хромосомного полиморфизма рассматривается в рамках популяционно-генетической гипотезы и не противоречит таковой мутационной (Загороднюк, 1991). Что касается попыток получить уточняющие ответы на два других, выше упомянутых вопроса: о связи систем внутривидового

хромосомного полиморфизма с хромосомной эволюцией и предполагаемых причинах существования полиморфных и мономорфных видов в группах близко родственных видов, очевидно, что особый интерес в этой связи представляет анализ внутривидового хромосомного полиморфизма в достаточно хорошо изученных в плане хромосомной дифференциации и филогении группах млекопитающих. Примером такой группы могут служить обитатели степных и пустынных ландшафтов Северной Палеарктики *Sicista* группы *subtilis* (= *Sicista subtilis* s. l.).

В ходе цитогенетического изучения политипического вида *Sicista subtilis* s. l. (= мышовки группы *subtilis*), представленной, как было принято считать в общепринятых таксономических сводках (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005) двумя кариологически дискретными видами: *S. subtilis* s. str. и *S. severtzovi*, было обнаружено, что вариабельность кариотипа только по числу и морфологии хромосом у мышовок группы *subtilis* в значительной степени превосходит таковую у других представителей рода: число хромосом в группе колеблется от  $2n = 16$  до  $2n = 26$ , а число плеч хромосом от  $NF = 28$  до  $NF = 48$  (Баскевич, 2016). Использование методов дифференциальной окраски хромосом для представителей группы до последнего времени носило фрагментарный характер, позволяя уточнять лишь механизм хромосомных перестроек в кариотипах некоторых форм (Анискин и др., 2003; Баскевич и др., 2010; 2011). Однако последние хромосомные исследования мышовок группы *subtilis* на территории юго-восточной части Русской равнины в бассейне Среднего Дона с привлечением сравнительной *G*-окраски хромосом и филогенетического анализа матрицы хромосомных данных привели к обнаружению пяти в значительной степени дивергировавших хромосомных форм мышовок группы *subtilis*: *S. subtilis* s. str. ( $2n = 24$ ,  $NF = 40-46$ ), *S. severtzovi* ( $2n = 26$ ,  $NF = 48$ ), *Sicista* sp. 1 ( $2n = 22-26$ ,  $NF = 41-46$ ), *Sicista* sp. 2 ( $2n = 16-22$ ,  $NF = 28-31$ ), *S. nordmanni* ( $2n = 26$ ,  $NF = 48$ ) (Kovalskaya *et al.*, 2011). Все обнаруженные на Среднем Дону хромосомные формы мышовок группы *subtilis* аллопатричны, за исключением *S. subtilis* s. str. и *Sicista* sp. 1, чьи ареалы перекрываются в Правобережье Волгоградской обл. при отсутствии гибридизации в зоне контакта (Kovalskaya *et al.*, 2011). Этими же исследователями было показано, что кариотипы (*G*-banding) обнаруженных на Среднем Дону, видов мышовок группы *subtilis* (в т. ч. предполагаемых) отличаются друг от друга 10-29 структурными перестройками: робертсоновскими транслокациями (Rb), перисентрическими инверсиями (ПИ) и в меньшей степени тандемными транслокациями (TT). Таксономическая ревизия, основанная, преимущественно, на сравнительной кариологии пока не завершена, и найдены ее некоторые противоречия с

молекулярными реконструкциями группы (Русин и др., 2015; Lebedev *et al.*, 2019). В любом случае, полученные авторами этой интересной цитогенетической работы данные по межвидовой хромосомной дифференциации у степных мышовок могут быть использованы в ходе анализа внутривидового хромосомного полиморфизма у представителей группы.

В задачу настоящего исследования входил анализ внутривидового хромосомного полиморфизма у представителя *Sicista* группы *subtilis* из Саратовского Правобережья, относящегося в соответствии с современными взглядами к *Sicista* sp. 1.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе проанализировано 13 особей мышовок группы *subtilis* (= *Sicista* sp. 1) из Правобережья Саратовской области, (7 км к северу от с. Славянка Воскресенского р-на), отловленных в 2006 ( $n = 2$ ), 2008 ( $n = 6$ ), 2009 ( $n = 1$ ) и 2011 ( $n = 4$ ) годах.

Препараты метафазных хромосом получали из клеток костного мозга по общепринятой методике воздушно-высушенных препаратов с предварительным колхицинированием живых зверьков (Ford, Hamerton, 1956). Для получения G-исчерченных хромосом использовали метод Сибрайта (Seabright, 1971). Структурный гетерохроматин выявляли с помощью метода C-окраски хромосом (Sumner, 1972), а ядрышкообразующие районы — с использованием одной из последних методик серебрения (Howell, Black, 1980).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Цитогенетический анализ выборки *Sicista* sp. 1 показал наличие 6 вариантов кариотипа: с  $2n = 24$ ,  $NFa = 44$ ;  $2n = 24$ ,  $NFa = 43$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 39$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 40$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 40$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 41$ , различающиеся как числом хромосом, так и морфологией некоторых пар аутосом (табл. 1). При этом половые хромосомы во всех кариотипических вариантах были одинаковы: X-хромосома — мелкий акроцентрик, Y-хромосома — мельчайший акроцентрический элемент набора (рис. 1, рис. 2, табл. 1). В первом варианте ( $2n = 24$ ,  $NFa = 44$ ) все аутосомы (11 пар), за исключением половых хромосом, представлены убывающими по величине двуплечими (субмета-, метацентрическими) элементами (все пары аутосом пронумерованы; рис. 1а). Такой хромосомный набор обнаружен у одного самца (табл. 1). Второй вариант ( $2n = 24$ ,  $NFa = 43$ ) отличается от первого только гетероморфизмом аутосомной пары № 6: один гомолог которой представлен мета-, а второй акроцентрическим элементом (рис. 1б). Он был выявлен у одной самки (табл. 1). В третьем, отмеченном у одной самки, варианте ( $2n = 22$ ,  $NFa = 39$ ) (табл. 1), с гетероморфной 6-й парой аутосом, в кариотипе

появляется крупнейшая в наборе мета-субметацентрическая пара (ей дано буквенное обозначение: TT), предположительно, гомеологичная субметацентрикам пары № 4 и метацентрикам пары № 10 после их тандемного слияния, которые, естественно, отсутствуют на рутинно окрашенной кариограмме (рис. 1в). Отличие четвертого варианта ( $2n = 22$ ,  $NFa = 40$ ) от третьего связано с вариабельностью морфологии 6-й пары аутосом, представленной у последнего двумя метацентрическими элементами (рис. 1г). Такой кариотип обнаружен у трех 22-хромосомных самок (табл. 1). В пятом 23-хромосомном варианте ( $2n = 23$ ,  $NFa = 40$ ), среди аутосом выделяются три непарных элемента: самая крупная, превосходящая по своим размерам другие элементы набора, мета-субметацентрическая хромосома (буквенное обозначение: T), средней величины субметацентрик (№ 4) и несколько меньшей величины среднеразмерный мета-субметацентрик (№ 10). Остальные аутосомы представлены сериями из девяти, плавно убывающих по величине пар хромосом, среди которых лишь одна акроцентрическая пара (№ 6) (рис. 2а, 2б). Такой вариант кариотипа найден у одного самца и одной самки (табл. 1). Шестой вариант кариотипа ( $2n = 23$ ,  $NFa = 41$ ), сходен с предшествующим, за одним исключением: он обладает гетероморфной парой № 6, представленной акроцентриком и метацентриком. Этот хромосомный набор обнаружен у четырех самок и одного самца (табл. 1).

Дифференциальная окраска хромосом была выполнена только для 23-хромосомных особей *Sicista* sp. 1. Так, гетерохроматин был отмечен исключительно в не вовлеченных в перестройки хромосомах: в прицентромерных районах пары № 7 и X-хромосомы, а также в полностью гетерохроматичной Y-хромосоме (рис. 2б). Аналогичная картина прослеживается при AgNOR-окрашивании, в частности, в кариотипе 23-хромосомной самки ( $2n = 23$ ,  $NFa = 40$ ) ядрышкового организатора (ЯО) локализован в интеркалярных районах мета-субметацентрической пары № 5, также не вовлеченной в формирование обнаруженного нами внутривидового хромосомного полиморфизма (рис. 2в). G-окраска хромосом, как и следовало ожидать, позволила выявить гомеологию крупнейшего непарного субметацентрического элемента (T) непарным аутосомам №№ 4 и 10, что подтверждает роль тандемной транслокации в его возникновении. Также показано, что гетероморфизм пары № 6 (acroцентрик — двуплечий элемент), зафиксированный в хромосомном наборе 23-хромосомной самки, обусловлен перичцентрической инверсией (рис. 2г, 3).

Исследованная нами выборка уточняет северную границу распространения *Sicista* sp. 1, расширяя ареал этого кариологически полиморфного узко ареального вида от бассейна Среднего Дона до Саратовского Правобережья, представляюще-

**Таблица 1.** Структура кариологически изученной выборки *Sicista* sp. 1 из полиморфной популяции в Саратовском Правобережье

№ п/п	Полевой номер зверька	Пол	$2n$	$NFa$	Изменчивость морфологии пары № 6 (ПИ)	Тандемная транслокация пар №№ 4–10
1	06-59	Самец	23	40	А-А	Гетерозигота
2	06-65	Самка	23	41	А-М	Гетерозигота
3	07-22	Самка	23	41	А-М	Гетерозигота
4	07-23	Самец	23	41	А-М	Гетерозигота
5	07-24	Самка	22	39	А-М	Гомозигота
6	07-25	Самка	24	43	А-М	–
7	07-28	Самка	23	41	А-М	Гетерозигота
8	07-54	Самка	22	40	М-М	Гомозигота
9	09-1	Самец	24	44	М-М	–
10	11-1	Самка	22	40	М-М	Гомозигота
11	11-2	Самка	23	41	А-М	Гетерозигота
12	11-3	Самка	23	40	А-А	Гетерозигота
13	11-5	Самка	22	40	М-М	Гомозигота

Примечание.  $2n$  – диплоидное число хромосом,  $NFa$  – число плеч аутосом; А – акроцентрическая, М – метацентрическая хромосома. Первых две цифры полевого номера зверька означают год сбора материала: 06 – 2006, 07 – 2007, 09 – 2009, 11 – 2011 гг.

**Таблица 2.** Распространение и географическая изменчивость кариотипа у *Sicista* sp. 1

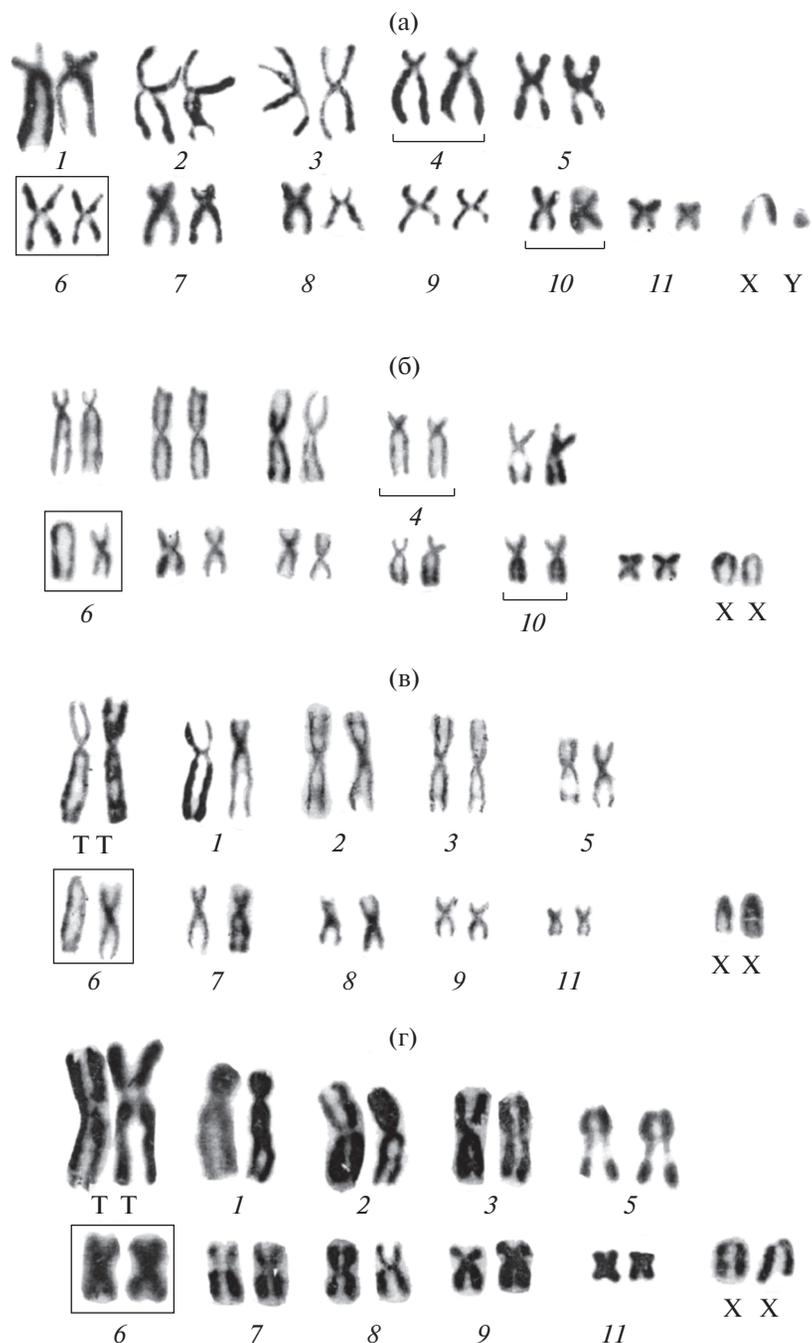
№ п/п	Место отлова	Географические координаты	Число экз.	$2n$	$NFa$	Источник
1	Саратовская обл. Правобережье р. Волга, (Воскресенский р-н), Славянка	51.84 N/46.25 E	13	22–24	39–44	Наши данные
2	Волгоградская обл. Левобережье р. Медведица	49.93N./43.20 E	1	22	39	Kovalskaya <i>et al.</i> , 2011
3	Арчединско-Донские пески. Север	49/65 N/42.72 E	1	23	42	»
4	Арчединско-Донские пески, Юг	49. 20 N/43.77 E	2	24	44	»
5	Окрестности с. Иловля. 10 км на Ю-В	49.25 N/44.12 E	1	24	44	»
6	Правобережье р. Медведица	49.65 N/42 62 E	3 1	26 25	44 42	» Анискин и др., 2003 Ковальская и др., 2000
7	Алексеевские Пески	50.20 N/42.30 E	1	26	44	Kovalskaya <i>et al.</i> , 2011

Примечание.  $2n$  – диплоидное число хромосом,  $NFa$  – число плеч аутосом. Нумерация в таблице соответствует номерам находок вида на рис. 4.

го собой периферическую часть области распространения вида (рис. 4, табл. 2).

Количественный анализ кариологически исследованной выборки *Sicista* sp. 1 показал, что среди 13 изученных экз. 7 особей гетерозиготны ( $2n = 23$ ), четыре – гомозиготны ( $2n = 22$ ) по тандемной транслокации (№№ 4–10), и две обладают

исходным 24-хромосомным кариотипом. Распределение связанных с ПИ пары №6 в исследованной нами выборке *Sicista* sp. 1 выглядит следующим образом: семь гетерозигот по варианту А-М, две гомозиготы по варианту А-А и четыре гомозиготы по варианту М-М (табл. 1, рис. 5, на котором соотношение разных хромосомных вариантов показано



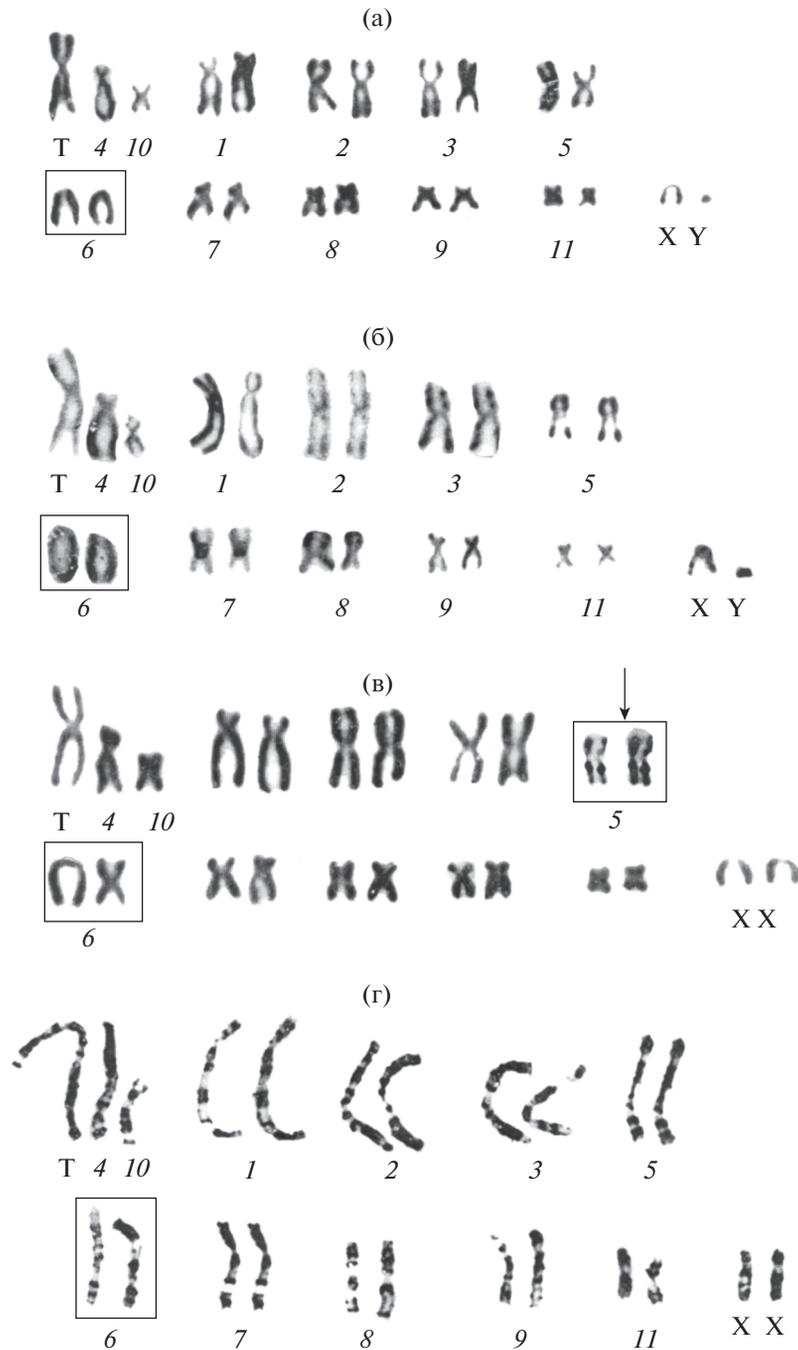
**Рис. 1.** Варианты рутинно окрашенных 24- и 22-хромосомных кариотипов в популяции *Sicista* sp. 1 из Саратовского Правобережья (окрестности пос. Славянка Воскресенского р-на): (а) – с  $2n = 24$ ,  $NFa = 44$ , самец; (б) – с  $2n = 24$ ,  $NFa = 43$ , самка; (в) – с  $2n = 22$ ,  $NFa = 39$ , самка; (г) – с  $2n = 22$ ,  $NFa = 40$ , самка.

в процентном отношении). В совокупной выборке отмечено преимущество гетерозигот по обеим структурным хромосомным мутациям (рис. 5).

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм в исследованной выборке *Sicista* sp. 1 из Саратовского Правобережья обусловлен наличием

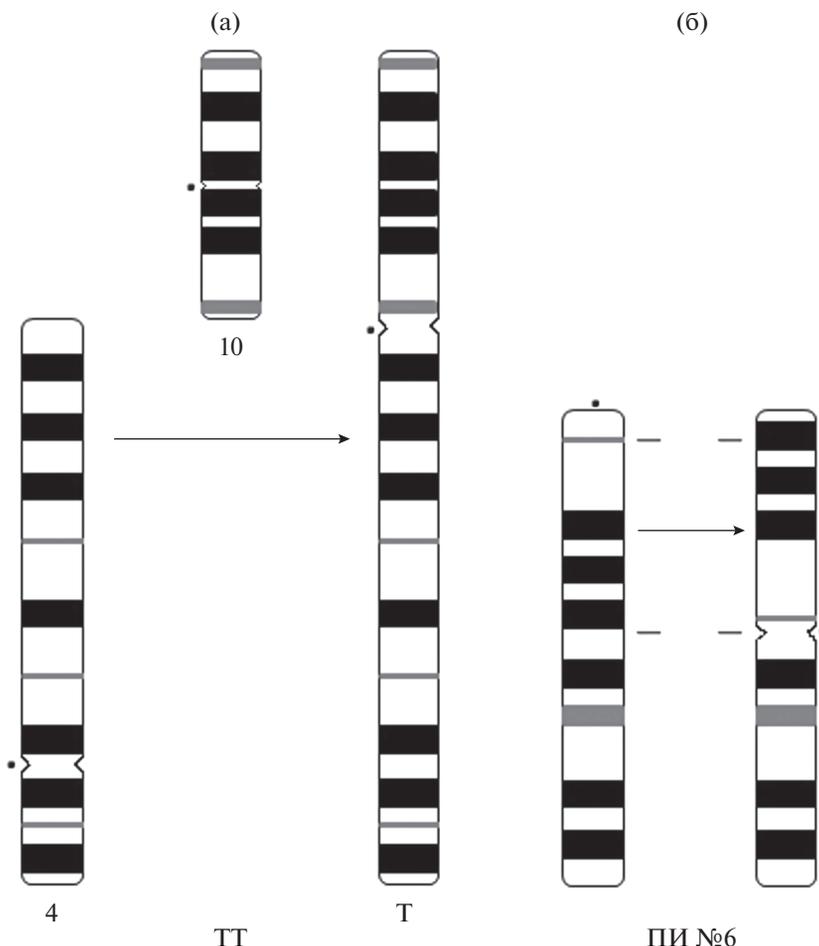
двух типов хромосомных перестроек: тандемная транслокация (ТТ) и перичентрическая инверсия (ПИ). С помощью *G*-окраски было показано, что перестройки затрагивают три, не маркируемые при *C*- и *AgNOR* окрасках, пары аутосом: это вовлекаемые в ТТ пары №№ 4 и 10 и изменяющая в результате ПИ свою морфологию пара № 6 (рис. 2, 3) (Баскевич и др., 2010; наши данные).



**Рис. 2.** Варианты 23-хромосомных кариотипов в популяции *Sicista* sp. 1 из Саратовского Правобережья (окрестности пос. Славянка Воскресенского р-на): (а) – с  $NFa = 40$ , самец, рутинная окраска хромосом; (б) – то же, C- banding; (в) –  $NFa = 41$ , самка, AgNOR-окраска хромосом; (г) – то же, G-banding. (Пронумерованы пары аутосом и две непарные аутосомы, крупнейшему в наборе субметацентрику дано буквенное обозначение).

Ранее у *Sicista* sp. 1. была выявлена географическая изменчивость кариотипа с вариабельностью числа хромосом в наборах от 22 до 26 (Kovalskaya *et al.*, 2011). При этом, 26-хромосомные особи были найдены в Алексеевских песках (№ 7 в табл. 2) и на правом берегу р. Медведица (№ 6 в табл. 2; здесь была найдена также одна 25-хромосомная

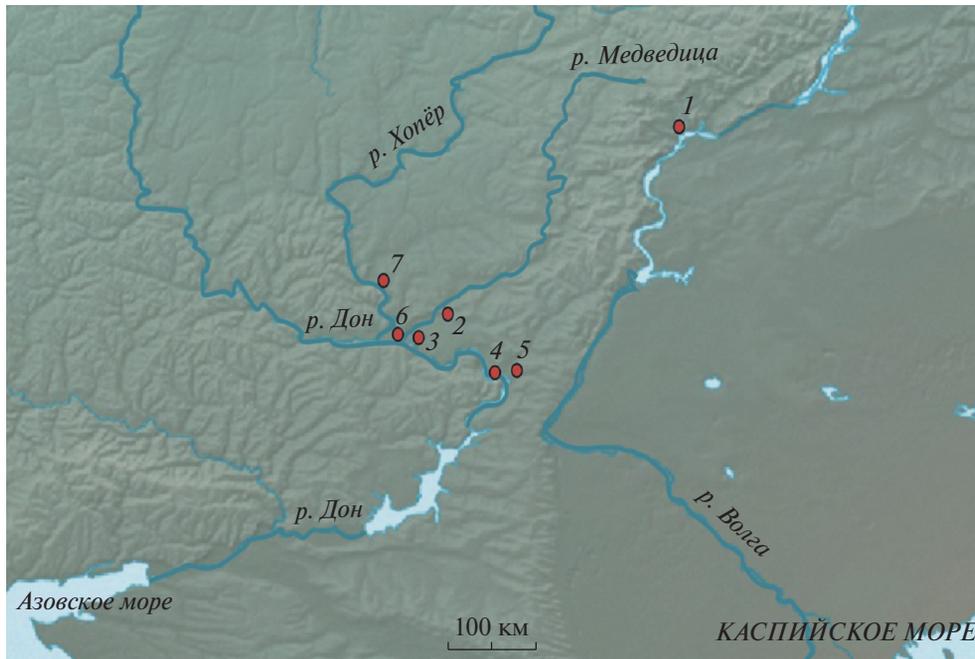
особь), 22-хромосомные – в левобережье Медведицы (№ 2 в табл. 2), 24-хромосомные – в окрестностях Иловли и в южной части Арчединско-Донских песков (соответственно №№ 5 и 4 в табл. 2), тогда как в их северной части (№ 3 в табл. 2) отмечены находки 23-хромосомных особей этого вида (Ковальская и др., 2000; Анискин и др., 2003; Koval-



**Рис. 3.** Схема хромосомных перестроек в популяции *Sicista* sp 1 из Саратовского Правобережья: (а) – тандемное слияние хромосом №№ 4 и 10; (б) – перичентрическая инверсия в хромосоме № 6. Точками отмечено положение центромер.

skaya *et al.*, 2011) (табл. 2, рис. 4). Использование методов дифференциальной окраски хромосом (*G*-banding) позволило уточнить механизмы географической изменчивости кариотипа у этого вида (Kovalskaya *et al.*, 2011). Было показано, что межпопуляционная изменчивость кариотипа у *Sicista* sp. 1 определяется тремя типами хромосомных перестроек: тандемное слияние (ТТ), Rb транслокация и перичентрическая инверсия (ПИ) при дефиците гетерозигот по хромосомным перестройкам (ТТ, ПИ) в совокупной выборке (Kovalskaya *et al.*, 2011): только две из восьми особей оказались гетерозиготами по ТТ и ПИ. Исследованная нами полиморфная выборка из северной части ареала вида (Воскресенский р-н Саратовской обл.), включающая 6 выше упомянутых вариантов кариотипа ( $2n = 24$ ,  $NFa = 44$ ;  $2n = 24$ ,  $NFa = 43$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 39$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 40$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 40$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 41$ ), напротив, характеризуется преимуществом гетерозигот по двум структурным хромосомным перестройкам (ТТ, ПИ), определившим генетическое разнообразие исследован-

ной популяции данного представителя мышовок группы *subtilis* (рис. 5, табл. 1). Известно, что ПИ проявляют себя в мейозе у гетерозигот путем “запирания кроссинговера”, что может играть важную роль в адаптации популяции к тем или иным условиям среды (Хвостова, Богданов, 1975; Vonvicino *et al.*, 2001). Этот же феномен (подавление кроссинговера) может проявляться и у гетерозигот по достаточно редким для млекопитающих хромосомным перестройкам, ТТ (Раджабли, Графодатский, 1977; Elder, 1980; Elder, Hsu, 1988; Иваницкая, 1990; Huang *et al.*, 2006; Kartavtseva *et al.*, 2008; Картавцева и др., 2021; Galindo *et al.*, 2021). Так, например, было показано, что гетерозиготность по ТТ приводит к нарушению конъюгации хромосом в мейозе и их последующему расхождению с образованием при конъюгации в профазе I мейоза не бивалента, а квадриллента. С одной стороны, это может приводить к понижению плодовитости у гетерозигот, а с другой стороны, из-за затруднений с плотной конъюгацией вблизи точек разрывов к подавлению кроссинговера в трансло-



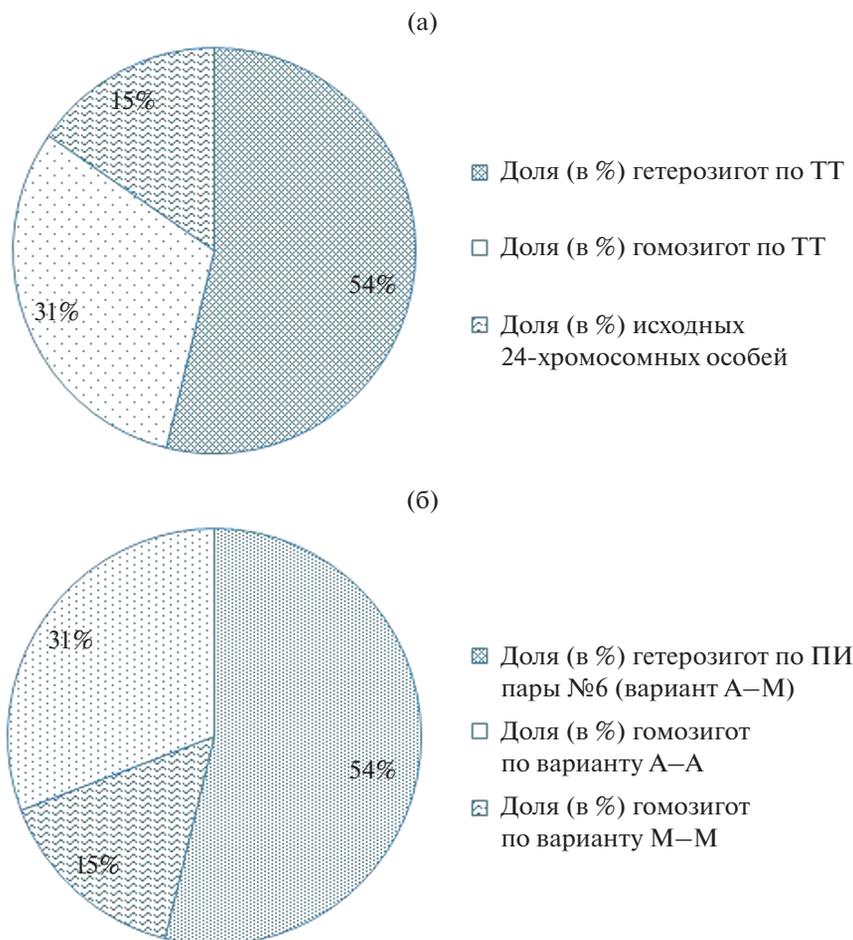
**Рис. 4.** Область распространения *Sicista* sp. 1, очерченная по результатам хромосомного типирования: 1 – пункт собственных сборов; 2–7 – места находок, известные по литературным данным (Ковальская и др., 2000; Анискин и др., 2003; Kovalskaya *et al.*, 2011). Номера находок соответствуют нумерации в табл. 2.

цированных участках, что на генетическом уровне в дальнейшем может определять адаптивные свойства популяции (Хвостова, Богданов, 1975).

Преимущество гетерозигот является одним из механизмов, поддерживающих разнообразие (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Patton *et al.*, 1980), и внутривидовой полиморфизм в данном случае может быть охарактеризован как сбалансированный. Стабильность такого внутривидового полиморфизма поддерживается сбалансированным или гетерозиготным отбором. При этом следует отметить, что существование хромосомного полиморфизма можно объяснить не только действием отбора, но и неселективными факторами: в малых демах это генетический дрейф (Kimura, 1985).

Проведенное нами на основе хромосомного анализа исследование генетической структуры популяции *Sicista* sp. 1 из северной части ареала вида, указывает на ее своеобразие, заключающееся в наличии множественного хромосомного полиморфизма (ГТ, ПИ), тогда как все другие популяции вида (при фрагментарности выборок) характеризуются мономорфизмом (Kovalskaya *et al.*, 2011), или же наличием только одной хромосомной перестройки: Rb-транслокации, обнаруженной в популяции из правобережья р. Медведица (Анискин и др., 2003; Kovalskaya *et al.*, 2011). При этом следует отметить, что межпопуляционная хромосомная изменчивость у *Sicista* sp. 1 определяется тем же спектром хромосомных мутаций (Rb, ПИ,

ГТ), которые выявляются на внутривидовой популяционном уровне. Обнаруженная нами значительная внутривидовая хромосомная изменчивость и отмеченная ранее на внутривидовой популяционном уровне вариативность кариотипа у этого представителя *Sicista* группы *subtilis* (Анискин и др., 2003; Kovalskaya *et al.*, 2011), по-видимому, имеют исторические причины, связанные с пульсацией ландшафта и климата в регионе исследования. Так, по молекулярным данным отделение от общего ствола предка мышовок группы *subtilis* датируется рубежом плиоцена и плейстоцена, а диверсификация аллопатрических форм группы происходила во второй половине среднего плейстоцена (примерно 400–250 тыс. лет назад) (Lebedev *et al.*, 2019). Что касается истории исследуемого узкоареального вида, населяющего участки степи и пустыни в междуречье среднего Дона, Медведицы, Арчеды и Волги, то, по крайней мере, для Арчединско-Донских и Алексеевских песков, откуда известны находки вида, установлена связь с отложениями древнего Дона и его притоков и движением ледников в ледниковые периоды Днепровского и Московского оледенения (Богучарков, Князев, 2012), а для Нижнего Поволжья по данным споро-пыльцевого анализа показана неоднократная смена растительных поясов в плейстоцене в результате трансгрессий Каспия (Москвитин, 1962). Очевидно, что эти и другие события плейстоцена, связанные с чередованием процессов изоляции и расселения, а также возмож-



**Рис. 5.** Соотношение (в %) в совокупной выборке ( $n=13$ ) кариологически изученной популяции *Sicista* sp. 1 из Саратовского Правобережья: (а) – гетерозиготных (54%), гомозиготных (31%) по тандемной транслокации (ТТ) особей и обладающих исходным 24-хромосомным кариотипом (15%); (б) – вариантов кариотипа, связанных с вариабельностью морфологии пары № 6 (ПИ): гетерозигот по варианту А-М (54%), гомозигот по варианту А-А (15%), гомозигот по варианту (М-М) (31%).

ной гибридизации предковых форм, повлияли на формирование значительной внутривидовой хромосомной изменчивости этого вида, отмеченной как на меж-, так и на внутривидовом уровнях.

Высокий уровень внутривидовой хромосомной изменчивости у исследованного нами узко ареального представителя *Sicista* группы *subtilis* коррелирует с биогеографической гипотезой (Geographic Range Hypothesis) (Bonvicino *et al.*, 2001; Hooper, Price, 2015 – цит. по Martinez *et al.*, 2017), согласно которой у видов с ограниченным распространением отбор и генетический дрейф благоприятствуют более быстрой фиксации хромосомных перестроек и в конечном счете, благоприятствуют фиксации локальных адаптивных характеристик.

Хромосомный полиморфизм был выявлен и у других узко ареальных представителей *Sicista* группы *subtilis* из бассейна среднего Дона: у видов-двойников, относящихся по результатам секвенирования

двух генов (*cytb*, *COI*) мт ДНК к одной с *Sicista* sp. 1 филогруппе (*cimlanica*): *Sicista* sp. 2, *S. cimlanica* (Lebedev *et al.*, 2019). Этот результат согласуется с “законом гомологических рядов наследственной изменчивости”, в соответствии с которым у филогенетически близких форм проявляется параллелизм изменчивости, уменьшающийся с увеличением степени филогенетической дивергенции (Вавилов, 1920). Напомним, что остальные, входящие в состав *Sicista* группы *subtilis* виды: *S. nordmanni* (населяет южные степи Восточной Европы), *S. severtzovi* (известен только из типового местообитания), *S. trizona* (обитатель степных участков юго-западной Европы) характеризуются мономорфными кариотипами. Исключение представляет евроазиатский широко ареальный политипический вид *Sicista subtilis* s. str., у которого был выявлен полиморфизм и географическая изменчивость кариотипа, связанные с вариабельностью морфологии трех пар аутосом (№№ 6, 8, 10), механиз-

мом которых являются ПИ (Соколов и др., 1986; Баскевич и др., 2010; Kovalskaya *et al.*, 2011). Сравнительно исследованный нами случай внутривидового хромосомного полиморфизма у *Sicista* sp. 1 с кариологически полиморфными популяциями других представителей группы, следует отметить, что особенностью изученной нами выборки является множественный характер выявленных хромосомных перестроек и преимущество гетерозигот по ним. Такой характер генетической структуры данной популяции вероятно определяет ее адаптивность к конкретным условиям среды. Очевидно, что на данном этапе такая система сбалансированного хромосомного полиморфизма не может служить в качестве материала для хромосомной эволюции (Гилева, 1990), что отличает ее от кариологически полиморфных популяций большинства других видов *Sicista* группы *subtilis* (Соколов и др., 1986; Баскевич и др., 2011; Kovalskaya *et al.*, 2011).

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках госзадания ИПЭЭ РАН (проект АААА-А18-118042490058-8).

**Благодарности.** За содействие в сборе полевого материала авторы выражают глубокую признательность сотруднице Саратовского филиала ИПЭЭ РАН А.А. Цветковой, а за консультативную помощь в подготовке иллюстративного материала благодарят своих коллег: Е.А. Авилкову и Д.С. Костина.

**Соблюдение этических норм.** Все применяемые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю. М., Лебедев В.С., Сузов А.В., Тихонов И.А. Кариологическая дифференциация мышовок группы “*subtilis*” (Rodentia, *Sicista*) на юго-востоке Русской равнины — Аверьянов А.О., Абрамсон Н.И. (ред.). Материалы международного совещания: систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. 2003. С. 27–29.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Тесленко С.В. Внутривидовый аутоморфный полиморфизм обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Закавказья // Генетика. 1999. Т. 35. № 12. С. 1687–1698.
- Баклушинская И.Ю. Хромосомные перестройки, реорганизация генома и видообразование // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 4. С. 376–393.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Соколенко О.В., Авиллова Е.А. Новые данные по хромосомной изменчивости и распространению видов-двойников *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Нижнем Поволжье // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 11. С. 1382–1390.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Черепанова Е.В., Авиллова Е.А. Хромосомная дифференциация степной мышовки, *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) в Саратовском Поволжье // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 6. С. 749–757.
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Власов А.А. Новые данные по хромосомной изменчивости темной мышовки (*Sicista severtzovi*, Rodentia, Dipodoidea) из Центрального Черноземья // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 1. С. 59–66.
- Баскевич М.И. Систематика, эволюция и изменчивость р. *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea): обзор кариологических и молекулярных данных // Аспекты биоразнообразия // Труды Зоол. музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Т. 54. Ч. 1. М.: Т-во научн. изданий КМК. 2016. С. 191–228.
- Богучарсков В.Т., Князев Ю.П. Историко-географический анализ изучения ландшафтов бассейна Среднего и Нижнего Дона // Вестник ВГУ. Серия географическая. Геоэкология. 2012. № 2. С. 65–69.
- 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.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на III Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920. 16 с.
- Волобуев В.Т. В-хромосомы млекопитающих // Успехи соврем. биологии. 1981. Т. 86. № 3. С. 387–402.
- Воронцов Н.Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюлл. Моск. обз-ва испыт. Природы. Отд. Биол. 1958. Т. 63. № 2. С. 5–36.
- Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука. 1990. 141 с.
- Загороднюк И.В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевки группы *Microtus arvalis* (Rodentia): Таксономическая оценка // Вестн. зоол. 1991. № 1. С. 36–45.
- Иваницкая Е.Ю. Существуют ли закономерности хромосомной эволюции млекопитающих // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих. Материалы докладов Всесоюзного совещания. Владивосток: ДВО АН СССР. 1990. Ч. 1. С. 1–9.
- Картавецва И.В., Шереметьева И.Н., Павленко М.В. Множественный хромосомный полиморфизм хромосомной расы “эворон” эворонской полевки (Rodentia, Arvicolinae) // Генетика. 2021. Т. 57. № 1. С. 82–94.
- Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Сузов А.В., Богомолов П.Л., Новые находки хромосомных форм мышовок группы *subtilis* и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp.n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 8. С. 954–964.
- Ляпунова Е.А., Баклушинская И.Ю., Коломиец О.Л., Мазурова Т.Ф. Анализ плодовитости гибридов разнохромосомных форм слепушонок надвида *Ellobius tancrei*, отличающихся по одной паре робертсоновских метацентриков // ДАН СССР. 1990. Т. 310. № 3. С. 721–723.

- Москвитин А.И., Плейстоцен Нижнего Поволжья // Тр. Геологического Ин-та АН СССР. 1962. Вып. 64. 279 с.
- Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 1974. 207 с.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983. 405 с.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. Калякин М.В. (ред.) [Труды Зоологического Музея МГУ. Т. XLVI]. М.: Изд-во МГУ. 2003. 297 с.
- 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.
- Русин М.О., Шрамко Г., Черкес Т. Ревизия степных мышовок (*Sicista subtilis* s. l.) Европейской части ареала // Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции, 21–23 окт. 2015 г., Москва. М.: Т-во научн. изданий КМК. 2015. С. 71.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Изменчивость кариотипа степной мышовки, *Sicista subtilis* Pallas (1778) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev, 1935 (Rodentia, Zorodidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 2. С. 1684–1692.
- Тимофеев-Ресовский, Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 1977. 302 с.
- Хвостова В.В., Богданов Ю.Ф. Цитология и генетика мейоза М.: Наука, 1975. 432 с.
- Щипанов Н.А., Павлова С.В. Многоуровневая подразделенность в группе видов “aganeus” рода *Sorex*. 1. Хромосомная дифференциация // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 2. С. 216–233.
- Ayala D., Pelayo Acevedo, Marco Pombi, I. Dia, D. Baccolini, C. Costantini, F. Simard, D. Fontenille. Chromosome inversions and ecological plasticity in the main African malaria mosquitoes // Evolution. 2017. V. 71. P. 686–701.
- Baklushinskaya I. Yu., Lyapunova E.A. Robertsonian translocations and origin of new forms in group *Ellobius tancredi* (Mammalia, Rodentia) // Chromosome Research. 1995. V. 3. P. 69–70.
- Bonvicino C., D’Andrea P., Borodin P. Pericentric inversion in natural populations of *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia, Sigmodontinae) // Genome. 2001. V. 4. P. 791–796.
- Damas J., Marco Corbo M., Lewin H.A. Vertebrate Chromosome Evolution // Annu. Rev. Anim. Biosci. 2021. V. 9. P. 1–27.
- Dobigny G., Catalan J., Gauthier P., O’Brien P.C.M., Brouat C., BÉA K., Tatar C., Ferguson-Smith M.A., Duplantier J.M., Granjon L., Britton-Davidian J. Geographic patterns of inversion polymorphisms in a wild African rodent, *Mastomys erythroleucus* // Heredity. 2010. V. 104. P. 378–386.
- Dobigny G., Britton-Davidian J., Robinson T.J., 2015. Chromosomal polymorphism in mammals: an evolutionary perspective // Biol. Reviews. 2017. V. 92. №1. P. 1–21. <https://doi.org/10.1111/brv.12213>
- Dobzhansky Th. 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.
- Elder F.F.B. Tandem fusion, centric fusion, and chromosomal evolution in the cotton rats, genus *Sigmodon* // Cytogen. Cell Genet. 1980. V. 26. P. 199–210.
- Elder F.F.B., Hsu T.C. Tandem fusions in the evolution of mammalian chromosomes // The Cytogenetics of Mammalian Autosomal Rearrangements / Ed. Sandberg A.A. N.Y.: Alan R. Liss. 1988. P. 481–506.
- Ford C.E., Hamerton J.L. A colchicine hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. 1956. V. 31. P. 247–251.
- Galindo D.J., Martins G.S., Vozdova M., Cernohorska H., Kubickova S., Bernegossi A.M., Kadlcikova D., Rubes J., Duarte J.M.B. Chromosomal polymorphism and speciation: the case of the genus *Mazama* (Cetartiodactyla, Cervidae) // Genes. 2021. V. 12. P. 165. <https://doi.org/10.3390/genes12020165>
- Holden M.E., Musser G.G. Family Dipodidae. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 3<sup>d</sup> ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 2005. P. 21–42.
- 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.
- Huang L., Wang J., Nie W., Su W., Yang F. Tandem chromosome fusions in karyotypic evolution of *Muntiacus*: Evidence from *M. feae* and *M. gongshanensis* // Chromosome Res. 2006. V. 14. P. 637–647.
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E.V., Korablev V.P., Voita L.L. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae): Variability in 2n and NF in different geographic regions // Russ. J. Theriology. 2008. V. 7. № 2. P. 89–97.
- Kimura M. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press, Cambridge. 1985. 384 p.
- Kovalskaya Y.M., Aniskin V.M., Bogomolov P.L., Surov A.V., Tikhonov I.A., Tikhonova G.N., Robinson T.J., Volobuev V.T. Karyotype reorganization in the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, Sicista): unexpected taxonomic diversity within a limited distribution // Cytogenet. Genome Res. 2011. V. 132. № 4. P. 271–288.
- Lebedev V., Poplavskaya N., Bannikova A., Rusin M., Surov A., Kovalskaya Yu. Genetic variation in the *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) species group (Rodentia, Sminthidae), as compared to karyotype differentiation // Mammalia, 2019. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2018-0216>
- Martinez P.A., Jacobina U.P., Fernandes R.V., Brito C., Pennone C., Amado T.F., Fonseca C.R., Bidau C.J. A comparative study on karyotypic diversification rate in mammals // Heredity. 2017. V. 118. P. 366–373.
- Matthey R. Caryotypes de murides et de dendromurides originaires de Republique Centrafricaine // Mammalia. 1970. V. 34. № 3. P. 459–466.
- Patton J.C., Baker R.J., Genoways H.H. Apparent chromosomal heterosis in a fossorial mammal // Mamm. Papers: Univ. Nebraska State Museum. 1980. P. 193–197.
- Romanenko S., Lyapunova E.A., Abdusator S. Saidov, O’Brien P.C.M., Serdykova N.A., Ferguson-Smith M.A.,

- Grafodatsky A.S., Baklushinskaya I. Chromosome translocations as a driver of diversification in mole voles *Ellobius* (Rodentia, Mammalia) // *Int. J. Moll. Sci.* 2019. V. 20. P. 4466.  
<https://doi.org/10.3390/ijms20184466>
- Seabright M. A rapid banding technique for human chromosomes // *Lancet.* 1971. V. 11. P. 971–972.
- Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // *Exp. Cell Res.* 1972. V. 75. P. 304–306.
- Zima J. Chromosomal evolution in small mammals (Insectivora, Chiroptera, Rodentia) // *Hystrix, (n.s.)*. 2000. V. 11. № 2. P. 5–15.

## Multiple Chromosomal Polymorphism in Birch Mice of the Subtilis Group (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) from Saratov Right Bank

M. I. Baskevich<sup>1, #</sup> and M. L. Oparin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp., 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>#</sup> *e-mail: mbaskevich@mail.ru*

Cytogenetic analysis (routine, *G*-, *C*-, *AgNOR*-chromosome banding) allowed to obtain new data on chromosomal polymorphism in the population ( $n = 13$ ) of *Sicista* sp. 1, representative of the *Sicista subtilis* group from the Saratov Region, right bank of Volga River. It was shown that in the studied polymorphic population of a species from the northern part of the species' range (Voskresensky district of the Saratov region) the diploid number of chromosomes varies from  $2n = 22$  to  $2n = 24$ , and the number of autosome arms from  $NFa = 39$  to  $NFa = 44$ , and the sample includes the following 6 karyotype variants: with  $2n = 24$ ,  $NFa = 44$ ;  $2n = 24$ ,  $NFa = 43$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 40$ ;  $2n = 23$ ,  $NFa = 41$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 39$ ;  $2n = 22$ ,  $NFa = 40$ . Based on *G*-banding method, the determined intrapopulation chromosomal polymorphism in *Sicista* sp. 1 was defined by two chromosomal rearrangements: tandem translocation involving two biarmed autosomes No 4 and 10 and a pericentric inversion of pair No 6. In the studied sample ( $n = 13$ ), a stable advantage of heterozygotes was revealed for both structural chromosomal mutations and the chromosomal polymorphism is characterized as balanced or heterozygous. The potential role of the identified polymorphism in chromosomal evolution and adaptive strategy of the species is discussed.

**Keywords:** speciation, karyotype, variability, chromosomal rearrangements, polymorphism, population, *Sicista*, mammals