

УДК [576.316.353.7:599.32](470.44)

ХРОМОСОМНЫЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО И ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГРЫЗУНОВ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ. ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ

М.И. Баскевич, М.Л. Опарин

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: mbaskevich@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.05.08 г.

Хромосомные подходы в изучении таксономического и генетического разнообразия грызунов Нижнего Поволжья. Итоги и перспективы применения. – Баскевич М.И., Опарин М.Л. – Представлены хромосомные данные по обыкновенным полевым *Microtus arvalis* s.l., мышовкам *Sicista* групп *betulina* и *subtilis*, лесным мышам р. *Sylvaemus* из Заволжья и Правобережья Саратовской области. Полученные результаты использованы для уточнения таксономического и генетического разнообразия, а также особенностей стационного распределения грызунов Нижнего Поволжья. Обсуждаются эволюционные и экологические аспекты хромосомной изменчивости грызунов в регионе и перспективы дальнейшего применения хромосомных подходов к изучению родентофауны Нижнего Поволжья.

Ключевые слова: хромосомы, грызуны, таксономический статус, генетическое разнообразие, географическое распространение, стационное распределение, Нижнее Поволжье.

Chromosome approaches in studies of the taxonomic and genetic diversity of rodents in the Lower Volga region. Conclusions and outlook of their application. – Baskevich M.I. and Oparin M.L. – Chromosome data for the common voles (*Microtus arvalis* s.l.) and birch mice (*Sicista*) from the *betulina* and *subtilis* groups, representatives of the *Sylvaemus* genus from the left and right banks of the Volga river in the Saratov region are presented. The data obtained are used for specification of the taxonomic and genetic diversity of rodents in the Lower Volga region. The geographic and spatial distributions of some of them in the region have been determined more precisely by using chromosome markers as well. Evolutionary and ecological aspects of the chromosome variability in rodents and prospects of the chromosome approach application to Rodentia in the Lower Volga region are discussed.

Key words: chromosomes, rodents, taxonomic status, genetic diversity, geographic and spatial distribution, Lower Volga region.

ВВЕДЕНИЕ

Применение хромосомных методов исследования в систематике грызунов позволило в значительной степени расширить возможности таксономической дифференциации в ряде групп Rodentia. В составе таких групп были обнаружены кариологически дискретные виды-двойники или же отличающиеся по особенностям хромосом внутривидовые формы, идентификация которых является необходимым звеном при проведении фаунистических, териогеографических, а в случае перекрывания ареалов видов-двойников и экологических исследований.

Очевидно, что использование хромосомных подходов в систематике грызунов позволяет не только пересмотреть представления о видовом составе и внутривидо-

вой структуре отдельных групп грызунов, но и, как следствие, обуславливает потребность в переоценке взглядов на родентофауну отдельных регионов. Одним из таких регионов, безусловно, является Нижнее Поволжье, включающее Саратовскую, Волгоградскую и Астраханскую области.

Первоначально при исследовании фаунистического состава грызунов Нижнего Поволжья цитогенетический анализ не использовался (Ларина и др., 1968; Шляхтин и др., 1997) или охватывал лишь единичных представителей Rodentia (Белянин и др., 1973; Малыгин, 1983; Kral et al., 1980). За последнее десятилетие число работ, в которых используется цитогенетический анализ, возросло, расширив круг кариологически исследованных популяций и видов в регионе (Баскевич и др., 1999, 2003, 2005 а, 2008 а; Баскевич, Опарин, 2000; Опарин и др., 2001; Богомолов и др., 2005). Однако, несмотря на значительный прогресс в данном направлении исследований региональной родентофауны, представления о ее таксономическом составе, характере географического распространения и стациального распределения кариологически дискретных видов-двойников и внутривидовых форм, об особенностях популяционно-генетической структуры отдельных видов грызунов на территории Нижнего Поволжья окончательно не сформированы.

Цель работы – показать на отдельных примерах, как применение хромосомных подходов повлияло и может повлиять в дальнейшем на формирование представлений о таксономическом и генетическом разнообразии грызунов Нижнего Поволжья, проиллюстрировать вклад хромосомных маркеров в уточнение характера географического распространения и стациального распределения кариологически дискретных видов-двойников и внутривидовых форм в регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованный в работе материал, включающий анонимные выборки обыкновенных полевок *Microtus arvalis* s.l. ($n = 35$), мышовок *Sicista* групп *betulina* ($n = 1$) и *subtilis* ($n = 12$), а также представителей рода (подрода) *Sylvaemus* ($n = 11$), был собран нами в 1998 – 2000 гг. и 2006 – 2008 гг. во время полевых исследований в Заволжье и Правобережье Саратовской области. Детальная характеристика пунктов отлова кариологически идентифицированных зверьков для каждого вида дана в ходе изложения результатов.

Препараты хромосом приготавливали из клеток костного мозга по стандартной методике воздушно-высушенных препаратов. Для получения G-исчерченных хромосом использовали метод Сибрайта (Seabright, 1971). C-окраску хромосом проводили по методу Самнера (Sumner, 1972). Для выявления районов ядрышковых организаторов использовали один из последних методов серебрения (Howell, Black, 1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Осуществленная нами кариологическая диагностика видов грызунов из Саратовского Поволжья выявила в исследованных выборках следующие виды: *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924, восточноевропейскую ($n = 3$) и *Microtus arvalis* Pallas, 1778 формы *obscurus*, обыкновенную ($n = 32$) полевок; *Sicista strandi* Formosov, 1931, мышовку Штранда ($n = 1$), *Sicista subtilis* Pallas, 1773, степную мышовку

($n = 12$), *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* Pallas, 1811, малую лесную мышь ($n = 11$). Ниже приводятся хромосомные характеристики изученных видов.

Кариотипы *Microtus arvalis* s.l., обыкновенных полевок

Представления о видовом составе обыкновенных полевых на территории Нижнего Поволжья претерпели изменения: от признания одного вида обыкновенной полевки с тремя подвидами – *duplicatus*, *rossiaemeridionalis*, *caspicus* (Ларина и др., 1968), до обнаружения в регионе кариологически дискретных видов-двойников – *M. rossiaemeridionalis* ($2n = 54$) и *M. arvalis* формы *obscurus* ($2n = 46$, $NF = 72$) (Белянин и др., 1973; Малыгин, 1983; Баскевич и др., 1999; Kral et al., 1980). Однако ранние хромосомные результаты носили фрагментарный характер, не позволяя сформировать представления о стационном распределении видов-двойников *M. arvalis* s.l. в регионе. Региональные хромосомные особенности у обыкновенных полевых из Нижнего Поволжья также до сих пор не были уточнены и не использовались для формирования представлений о популяционно-генетической структуре и ее динамике у видов-двойников *M. arvalis* s. l. в регионе. Проведенный нами анализ анонимной выборки обыкновенных полевых, включающей 35 экз. из саратовского Заволжья и Правобережья, отчасти восполняет этот пробел.

По результатам хромосомной маркировки в изученной нами анонимной выборке были выявлены виды-двойники: *Microtus rossiaemeridionalis* ($n = 3$) и *Microtus arvalis* формы *obscurus* ($n = 32$).

Для *M. rossiaemeridionalis* подтвержден стандартный кариотип ($2n = 54$, $NF = 56$), в котором при С-окрашивании гетерохроматин выявляется в дистальной части X-хромосомы (в виде крупного блока), в полностью гетерохроматичной Y-хромосоме и в прицентромерных районах всех аутосом. Такой кариотип был обнаружен у одной особи, добытой на дамбе в окрестностях с. Октябрьское в Краснопартизанском районе саратовского Заволжья, и двух экземпляров, добытых в пойме р. Чардым в Воскресенском районе Правобережья. Кариотипы исследованных нами экземпляров восточноевропейской полевки из Заволжья и Правобережья не различались и соответствовали стандартным хромосомным характеристикам для этого вида из центральных частей его ареала. Биотопическая приуроченность (дамба, пойма реки) наших немногочисленных находок этого вида в саратовском Поволжье согласуется с литературными данными (Богомолов и др., 2005).

Тридцать две особи в анонимной выборке обыкновенных полевых по особенностям кариотипа были определены как *M. arvalis* формы *obscurus* ($2n = 46$, $NF = 72$, 71). Эта форма была зарегистрирована нами в следующих географических пунктах: в Краснокутском (вблизи пос. Дьяковка, $n = 12$), Краснопартизанском (вблизи с. Октябрьское, $n = 8$), Воскресенском (близ пос. Афанасьевка, $n = 12$) районах Саратовской области (таблица). В окрестностях с. Октябрьское и пос. Афанасьевка зверьков добывали на степных участках, вблизи с. Дьяковка – на залежи и единичные экземпляры – по кромке Дьяковского леса и близ кордона.

Для кариотипа этой формы характерно наличие 5 крупных (4 пары метасубметацентриков и одна пара субтелоцентриков) и 17 мелких пар аутосом, представленных 7 парами мета-субметацентриков и 10 парами акроцентриков. X-хромосома – средней величины метацентрик, Y-хромосома – акроцентрический

элемент. При С-окрашивании гетерохроматин отмечен в прицентромерных районах 6 пар мелких метацентриков и 7 пар акроцентриков, а также в полностью гетерохроматиновой Y-хромосоме, а С-окрашенные кариотипы особей из Правобережья и Заволжья не различались. В кариотипированной выборке *M. arvalis* формы *obscurus* выявлена гетерозиготная по 5-й паре аутосом (субтелоцентрик / акроцентрик) особь. Кариотип с перестройкой был отмечен у 1 экз., добытого нами в Правобережье (окрестности пос. Афанасьевка, Воскресенский район) Саратовской области в 2006 г., хотя в другие годы при кариотипировании небольших выборок *M. arvalis* формы *obscurus* из этого же географического пункта (этот пункт расположен в пределах южной части Приволжской возвышенности) и за весь период исследований в Заволжье эта мутация не была выявлена (см. таблицу). Отмеченные нами и известные по литературным данным (Воронцов и др., 1984; Быстракова, 2003) особенности географического распределения перестройки в 5-й паре аутосом у *M. arvalis* формы *obscurus* в Поволжье (мутация известна только для выборок с Приволжской возвышенности) могут служить маркером популяционно-генетической структуры вида в регионе исследования, демонстрируя на хромосомном уровне разнокачественность популяций *M. arvalis* формы *obscurus* из Заволжья и Правобережья. Можно высказать предположение о том, что в постледниковый период Правобережье заселялось из рефугиума на Приволжской возвышенности, тогда как колонизация Заволжья, возможно, осуществлялась из рефугиума на Южном Урале.

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

Место отлова	Год сбора материала	Число животных				FO		
		St/St	St/A	A/A	Всего	P(st)	Q (A)	χ ²
Правобережье								
Воскресенский район, окрестно- сти пос. Афанасьевка (Приволж- ская возвышенность)	2006	9	1	–	10	0.95	0.05	0.0277
Там же	2008	2	–	–	2	1	0	–
Заволжье								
Краснокутский район, окраина Дьяковского леса	1998	2	–	–	2	1	0	–
Краснокутский район, окрестно- сти с. Дьяковка	1998	1	–	–	1	1	0	–
Там же	2006	8	–	–	8	1	0	–
«	2008	1	–	–	1	1	0	–
Краснопартизанский район, окре- стности пос. Октябрьский	2006	8	–	–	8	1	0	–

Полученные хромосомные результаты использованы и для уточнения стационального распределения видов-двойников обыкновенных полевок на территории Нижнего Поволжья. Подтверждено, что на территории Нижнего Поволжья *M. arvalis* формы *obscurus* встречается преимущественно в степи и на залежах, тогда как *M. rossiaemeridionalis* является обитателем более влажных биотопов (Богомолов и др., 2005; наши данные).

Кариотипы мышовок *Sicista* Gray, 1827

Ранее в составе фауны Нижнего и, в частности, саратовского Поволжья признавали 2 вида мышовок – лесную (*Sicista betulina*) и степную (*S. subtilis*) (Ларина и др., 1968; Шляхтин и др., 1997). Однако в связи с усложнением системы этих видов, явившейся результатом таксономических ревизий, основанных, в первую очередь, на применении хромосомных подходов (Соколов и др., 1986, 1989), можно было предполагать, что хромосомные исследования мышовок в регионе могут привести к изменению первоначальной точки зрения. Проведенные нами исследования во многом оправдывают эти предположения, подтверждая наши предварительные результаты (Баскевич, Опарин, 2000; Опарин и др., 2001; Баскевич и др., 2003, 2005 а, 2008 б) и литературные данные (Быстракова, 2000; Анискин и др., 2003).

В настоящей статье представлены новые и обобщены предшествующие результаты по кариотипам мышовок из саратовского Поволжья.

Кариотип мышовок группы *betulina*

Группа *betulina* мышовок объединяет кариологически дискретные виды, в том числе виды-двойники *S. betulina* ($2n = 32$) и *S. strandi* ($2n = 44$), выделенные из бывшего политипического вида *Sicista betulina* s.l. (Соколов и др., 1989; Соколов, Ковальская, 1990). Видовой состав и изменчивость мышовок этой группы в саратовском Поволжье до наших кариологических исследований не были уточнены. Здесь мы обобщаем наши данные о хромосомных наборах мышовок группы *betulina* из Воскресенского района в саратовском Правобережье.

Sicista strandi Formosov, 1931. Ранее мы сообщали о хромосомных характеристиках единственного экземпляра мышовки группы *betulina* из саратовского Правобережья (долина р. Чардым, Воскресенский район), определенного нами по хромосомным характеристикам как мышовка Штранда (Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич и др., 2005 а). В настоящем исследовании дано описание хромосомного набора еще одного экземпляра *S. strandi* ($2n = 44$, $NF = 52$) из этого же географического пункта (рис. 1) и показано, что он ничем не отличается по хромосомным характеристикам от ранее изученной особи, равно как и от исследованных из других точек ареала вида (Баскевич, 1996). Полученные хромосомные результаты подтверждают, что внутривидовой хромосомный полиморфизм, в том числе по особенностям локализации С-блоков, для *S. strandi* не характерен. Подтвержденные в ходе исследования незначительные межпопуляционные отличия в характере С-окраски хромосом между изученной нами выборкой из северо-восточной части

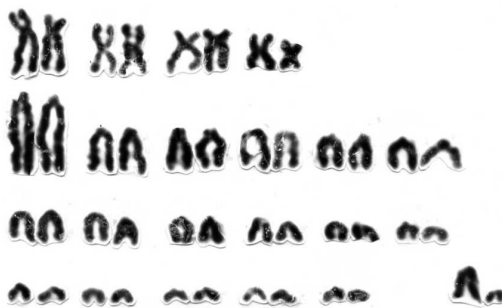


Рис. 1. Кариотип самца *Sicista strandi* из долины р. Чардым в Правобережье Саратовской области, рутинная окраска хромосом

ареала вида и таковой из Предкавказья (Baskevich, 1996) согласуются с краниометрическими и нетрадиционными морфологическими данными (Баскевич и др., 2005 б), привлекая внимание к необходимости последующей таксономической оценки отмеченных фактов. Полученные хромосомные результаты по мышовкам группы *betulina* показывают, что на территории Саратовской области, в Правобережье обитает *S. strandi*, а не ее вид-двойник *S. betulina* s.str. Обитание *S. strandi* в саратовском Правобережье пока подтверждено только для находок из Воскресенского района, по-видимому, к этому же виду относятся и находки из Вольского и Хвалынского районов в Правобережье Саратовской области. Кариотипированные нами находки мышовки Штранда из саратовского Правобережья уточняют северо-восточную границу ареала вида, оставляя пока без ответа вопрос о таксономическом статусе и даже об обитании мышовок группы *betulina* в саратовском Заволжье. Ближайшие же находки мышовок группы *betulina* из расположенных севернее регионов Заволжья (Нижегородская область, республика Мари-Эл) определены как *S. betulina* s. str. (Быстракова, 2000).

Кариотипы мышовок группы *subtilis*

Мышовки группы *subtilis* представлены двумя кариологически дискретными политипическими видами: степной, *S. subtilis* и темной, *S. severtzovi* мышовками (Соколов и др., 1986; Ковальская и др., 2000). У мышовок этой группы выявлен чрезвычайно высокий уровень хромосомной изменчивости (Соколов и др., 1986; Анискин и др., 2003; Баскевич и др., 2003 и др.), что привлекает внимание к дальнейшему изучению их кариотипов. В данном сообщении мы обобщаем собственные результаты по хромосомной изменчивости у мышовок группы *subtilis* из саратовского Поволжья. Рассматриваемый в работе материал включает новые и полученные нами ранее хромосомные данные по этой группе грызунов из Саратовской области.

Использованный нами хромосомный материал представлен 12 экз. *S. subtilis*, добытыми в Правобережье ($n = 7$) и Заволжье ($n = 5$) Саратовской области.

Sicista subtilis Pallas, 1773 из Заволжья

Приведены сведения о кариотипах пяти экземпляров *S. subtilis* из трех пунктов саратовского Заволжья: окрестностей с. Октябрьское Краснопартизанского ($n = 2$), пос. Монахов Александровогайского ($n = 1$) и с. Песчаное Ровенского ($n = 2$) районов. Диплоидное число хромосом у исследованных экземпляров степных мышовок из трех пунктов в Заволжье Саратовской области равно 24, при $NF = 40, 41$. Среди 11 пар аутосом восемь представлено двуплечими элементами, а три (№ 8, 9 и 10) – у четырех экземпляров имеют форму акроцентриков, а у одной из двух обследованных из окрестностей с. Октябрьское мышовок пара № 9 образована акроцентриком и субмета-субтелоцентриком. Гетерохромосомы имеют форму акроцентриков (рис. 2). Таким образом, изученная нами из саратовского Заволжья выборка степных мышовок ($2n = 24, NF = 40, 41$) характеризуется полиморфизмом по перестройке в 9-й паре аутосом, гомологи которой могут быть представлены как одноплечими ($n = 4$), так и одноплечим-двуплечим элементами ($n = 1$).

Сходный кариотип был выявлен у степных мышовок из Краснокутского (Быстракова, 2000; Анишкин и др., 2003) и Пугачевского (Опарин и др., 2001) районов в Заволжье Саратовской области. Ранее находка из Пугачевского района по особенностям окраски меха была отнесена к темной мышовке (Огнев, 1948). Однако специфика ее кариотипа, характерного для *S. subtilis*, отвергает это предположение (Опарин и др., 2001).

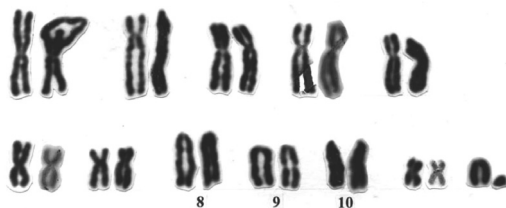


Рис. 2. Кариотип самца *Sicista subtilis* ($2n = 24$, $NF = 40$) из Заволжья (окрестности с. Октябрьское Краснопартизанского района), рутинная окраска хромосом

Sicista subtilis Pallas, 1773 из Правобережья

В Правобережной части Саратовской области (окрестности с. Славянка Воскресенского района) нами обнаружена новая хромосомная форма мышовок группы *subtilis*, пока рассматриваемая нами в рамках *S. subtilis*. Первоначально в этом географическом пункте нами были кариотипированы два гетерозиготных по тандемной транслокации 23-хромосомных экземпляра *S. subtilis*. У них была также выявлена изменчивость в морфологии 6-й пары аутосом, которая может быть представлена как двумя акроцентриками ($n = 1$), так и гетероморфной (acrocentрик – метацентрик) парой ($n = 1$). Сведения о своеобразных кариотипах этих двух зверьков ($2n = 23$, $NF = 42, 43$) были оформлены в виде предварительного сообщения (Баскевич и др., 2008 б). Позднее нами были добыты еще 5 экз. степных мышовок из этого же географического пункта. Изучение хромосомных наборов у этих и ранее изученных экземпляров позволяет уточнить особенности популяционно-генетической структуры вида в регионе исследования.

В исследованной нами совокупной выборке из Правобережья были выявлены следующие варианты кариотипа *S. subtilis*: 1) $2n = 23$, $NF = 43$, 3 экз.; 2) $2n = 23$, $NF = 42$, 1 экз.; 3) $2n = 24$, $NF = 45$, 1 экз.; 4) $2n = 22$, $NF = 41$, 2 экз.

У 24-хромосомного экземпляра в наборе выделяются 3 пары крупных двуплечих элементов, резко отличающиеся по величине от других элементов набора, 4-я пара (субмета-субтелоцентрики) участвует в тандемной транслокации, 5-я пара – мета-субметацентрическая со вторичными перетяжками, 6-я пара, как правило, гетероморфная, 7 – 11-я – двуплечие, среди которых 10-я участвует в тандемной транслокации. Гетерохромосомы представлены мелкими акроцентрическими элементами. У 22-хромосомных экземпляров появляется крупнейшая в наборе пара субметацентриков, возникновение которой обусловлено тандемной транслокацией пар № 4 и № 10 (доказано с помощью G-окраски хромосом), а в кариотипах 23-хромосомных особей, соответственно, обнаруживаются по одному гомологу крупнейшей пары и аутосом № 4 и № 10 (рис. 3).

Таким образом, в изученной нами выборке *S. subtilis* из Правобережья Саратовской области выявлен полиморфизм по двум структурным хромосомным пере-

стройкам: тандемной транслокации и перестройке, природу которой еще предстоит уточнить ($2n = 22, 23, 24$; $NF = 41, 42, 43, 45$). В выборке преобладали гетерозиготы по тандемной транслокации ($n = 4$), тогда как гомозиготные варианты были

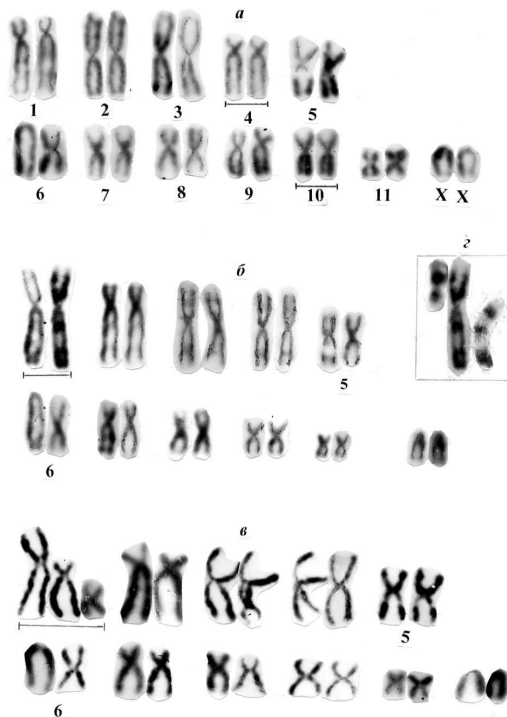


Рис. 3. Кариотипы самок *Sicista subtilis* из Правобережья Саратовской области (окрестности с. Славянка Воскресенского района): а – $2n = 24$, $NF = 45$; б – $2n = 22$, $NF = 41$; в – $2n = 23$, $NF = 43$. Рутинная окраска хромосом; подчеркнуты хромосомы, участвующие в тандемной транслокации; г – G-окраска гетероморфных хромосом, участвующих в тандемной транслокации

может быть в дальнейшем уточнен с помощью сравнительной G-окраски хромосом. Не исключено, что в ходе последующих исследований число видов-двойников мышовок группы *subtilis* в саратовском Поволжье может увеличиться.

Представители рода (подрода) *Sylvaemus* *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*

Установлено, что виды-двойники и внутривидовые формы, обнаруженные в составе рода (подрода) *Sylvaemus*, различаются по особенностям локализации яд-

отмечены соответственно у одной ($2n = 24$) и двух ($2n = 22$) особей из 7-ми кариотипированных нами зверьков. Также у большинства особей ($n = 6$) в выборке *S. subtilis* из Правобережья Саратовской области был выявлен гетероморфизм 6-й пары аутосом, один гомолог которой представлен акроцентриком, а другой – метацентриком. Среди 7-ми кариотипированных экземпляров гомозиготный (acrocentric) вариант этой пары аутосом был отмечен только у одной особи ($2n = 23$, $NF = 42$). Очевидно, что в изученной нами выборке наблюдается явное преобладание гетерозигот по обоим структурным хромосомным перестройкам. Этот результат согласуется с балансовой теорией, в соответствии с которой данный уровень хромосомной изменчивости позволяет популяции наилучшим образом использовать экологическую нишу.

Итак, нами выявлена разнокачественность популяций *S. subtilis* из Заволжья ($2n = 24$, $NF = 40, 41$) и Правобережья ($2n = 23, 24, 22$; $NF = 42, 43, 45, 41$) по особенностям их хромосомных наборов. Таксономический статус Правобережной популяции пока до конца не выяснен и

рышкообразующих районов (ЯОР), а также по количеству и локализации гетерохроматина (Орлов и др., 1996; Богданов, 2001). При этом по последнему признаку, в частности у вида (надвида) *A. (S.) uralensis*, обнаружена как широтная, так и долготная дифференциация кариотипа. Границы между этими кариоморфами, равно как и их таксономический статус, требуют уточнения. С другой стороны, не ясно, насколько стабильны эти хромосомные признаки и не подвержены ли они, в частности, адаптивной изменчивости? В этой связи безусловный интерес представляет хромосомный анализ новых находок этого вида (надвида). Не менее интересно и исследование роли русла р. Волги, являющегося барьером в распространении и фауногенезе ряда групп млекопитающих, в формообразовании лесных мышей.

Нами были кариотипированы лесные мыши из Саратовской области, добытые на правом берегу р. Волги в окрестностях с. Славянка Воскресенского ($n = 2$) и в окрестностях с. Октябрьское Краснопартизанского ($n = 2$) районов. В исследование также включены кариотипированные выборки лесных мышей из различных биотопов (Дьяковский лес, $n = 5$; вблизи озера, $n = 1$; бурьян на околице с. Дьяковки, $n = 1$) окрестностей пос. Дьяковка Краснокутского района.

У всех изученных с помощью AgNOR-окрашивания хромосом особей выявлен 48-хромосомный кариотип и видоспецифическая для *A. (S.) uralensis* теломерно-центромерная локализация ЯОР, что противоречит обитанию в Заволжье *A. (S.) sylvaticus*, указанному ранее (Ларина и др., 1968). По характеру С-окрашивания хромосом зверьки с разных берегов р. Волги и из разных биотопов не различались. Прицентромерные гетерохроматиновые С-блоки выявлены на большинстве, за исключением трех пар, аутосом, а на некоторых аутосомных парах обнаруживается также теломерный гетерохроматин. Х-хромосома маркируется крупным прицентромерным блоком и слабо прокрашиваемыми интерстициальными блоками в проксимальной части. У-хромосома полностью гетерохроматизирована (рис. 4, а, б). В целом изученная нами выборка соответствовала другим восточно-европейским популяциям малой лесной мыши, в частности форме

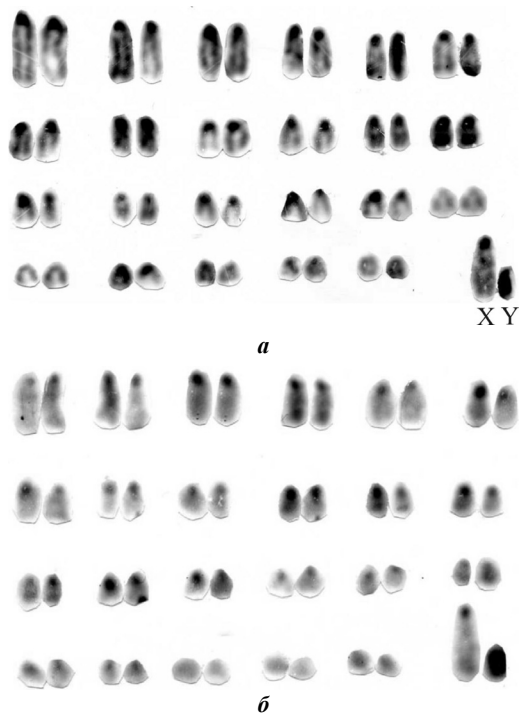


Рис. 4. С-окрашенные кариотипы самцов *Sylvaemus uralensis* из Саратовской области: а – окрестности с. Октябрьское Краснопартизанского района (Заволжье), б – окрестности пос. Афанасьевка Воскресенского района (Правобережье)

mosquensis. Отсутствие отличий в хромосомных особенностях заволжских и правобережных выборок *S. uralensis* согласуется с данными, основанными на изучении изменчивости гена цитохрома *b* мтхДНК (Балакирев и др., 2007), и противоречат результатам RAPD PCR анализа (Илларионова и др., 2005).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, с помощью хромосомного подхода нами уточнены характер географического распространения и биотопической приуроченности видов-двойников *M. arvalis* s.l. в саратовском Поволжье и выявлены отличия в популяционно-генетической структуре заволжских и правобережных популяций *M. arvalis* формы *obscurus*, обсуждаемые в историческом контексте.

Подтверждена принадлежность *S. betulina* s. l. из саратовского Правобережья к 44-хромосомной *S. strandi*, что позволяет уточнить северо-восточную границу распространения этого вида-двойника. На примере выборки из саратовского Правобережья подтверждено, что для *S. strandi* характерно отсутствие внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма. Подтверждены межпопуляционные различия в характере С-окраски хромосом между северными (Правобережье Саратовской области) и южными популяциями *S. strandi*.

Получены предварительные данные, указывающие на отличия в популяционно-генетической структуре изученных выборок *S. subtilis* из Заволжья ($2n = 24$, $NF = 40$, 41) и Правобережья ($2n = 23$, 24, 22; $NF = 42$, 43, 45, 41). Предполагается, в соответствии с балансовой теорией, возможное адаптивное значение внутрипопуляционного полиморфизма в правобережной популяции, полиморфной по двум структурным хромосомным перестройкам. Отмечена необходимость последующего уточнения ее таксономического статуса.

По особенностям NOR- и С-окраски хромосом подтверждена принадлежность лесных мышей из саратовского Поволжья к *A. (S.) uralensis* (= *mosquensis*). Для особей, добытых в Правобережье и разных биотопах саратовского Заволжья, показаны одинаковые хромосомные характеристики.

Перспективы дальнейшего кариологического изучения грызунов Нижнего Поволжья связаны с разработкой проблемы «русло Волги как фаунистический барьер», в том числе на моделях мышовок групп *subtilis*, *betulina* и таксономической интерпретацией хромосомных результатов по этим и другим таксономически сложным объектам. Интерес представляет также использование полученных и будущих хромосомных данных по видам-двойникам для уточнения пульсаций их ареалов в ходе процессов сукцессии в различных ландшафтных зонах на территории Нижнего Поволжья.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 08-04-10126-к, 09-04-00464-а), а также Программами Президиума РАН «Динамика генофондов» и «Биологическое разнообразие» (проект № 2.6.2 и раздел Подпрограммы «Генофонды и генетическое разнообразие»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю.М., Лебедев В.С., Суров А.В., Тихонов И.А. Кариологическая дифференциация мышовок группы «*subtilis*» (Rodentia, Sicista) на

юго-востоке Русской равнины // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих: Материалы Междунар. конф. / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2003. С. 27 – 29.

Балакирев А.Е., Баскевич М.И., Гмыль А.П., Окулова Н.М., Андреева Т.А., Соколенко О.В., Малыгин В.М., Хляп Л.А., Опарин М.Л., Орлов В.Н. К вопросу о таксономическом статусе формы *ciscaucasicus* и ее родственных отношениях с малой лесной мышью, *Sylvaeus uralensis* по данным секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК // Генетика. 2007. Т. 43, № 12. С. 1651 – 1666.

Баскевич М.И., Опарин М.Л. О новой находке мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea), уточняющей северо-восточную границу распространения вида // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 9. С. 1133 – 1136.

Баскевич М.И., Козловский А.И., Опарин М.Л. К вопросу о видовом составе грызунов Нижнего Поволжья в свете кариологических данных // Тез. докл. VI съезда Териол. о-ва. М., 1999. С. 20.

Баскевич М.И., Опарин М.Л., Илларионова Н.А. Цитогенетическая и молекулярно-генетическая дифференциация в группе степных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих: Материалы Междунар. совещ. / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2003. С. 44 – 46.

Баскевич М.И., Козловский А.И., Опарин М.Л., Савинецкая Л.Е., Черепанова Е.В., Пименова Т.И., Соколенко О.В., Хляп Л.А. Родентофауна Нижнего Поволжья в свете кариологических данных // Поволж. экол. журн. 2005 а. № 3. С. 197 – 207.

Баскевич М.И., Окулова Н.М., Власов А.А., Опарин М.Л. Хромосомная и краниометрическая изменчивость у мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) на Кавказе и Русской равнине // Млекопитающие горных территорий: Материалы Междунар. конф. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005 б. С. 18 – 23.

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 а. Т. 87, вып. 11. С. 1382 – 1390.

Баскевич М.И., Опарин М.Л., Опарина О.С., Черепанова Е.В., Авилова Е.А. Видовое разнообразие, внутривидовая структура и распространение грызунов Саратовского Поволжья в свете кариологических данных // Эколого-географические исследования в Среднем Поволжье: Материалы конф. Казань: Изд-во «Новое знание», 2008 б. С. 97 – 99.

Белянин А.Н., Вениг Л.Л., Ларина Н.И., Сонин К.А. Особенности кариотипов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) в Поволжье // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1973. Вып. 1/3. С. 66 – 72.

Богданов А.С. Хромосомная дифференциация популяций малой лесной мыши, *Sylvaeus uralensis* в восточной части ареала вида // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 3. С. 331 – 342.

Богомолов П.Л., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Ковальская Ю.М., Суров А.В., Опарин М.Л. Особенности распространения видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* в степной и полупустынной зонах России // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Материалы Междунар. совещ. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 144 – 146.

Быстракова Н.В. Таксономическое и генетическое разнообразие мелких млекопитающих Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 24 с.

Быстракова Н.В. Ареалы хромосомных видов-двойников обыкновенных полевков (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) в Среднем Поволжье // Териологические исследования / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2003. Вып. 3. С. 94 – 104.

Вороных Н.Н., Ляпунова Е.А., Белянин А.Н., Крал Б., Фрисман Л.В., Ивницкий С.Б., Янина И.Ю. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени диверген-

пии видов-двойников обыкновенных полевков *Microtus arvalis* и *M. epiroticus* // Зоол. журн. 1984. Т. 63, № 10. С. 1555 – 1565.

Илларионова Н.А., Потапов С.Г., Орлов В.Н. ДНК-полиморфизм популяций малых лесных мышей, выявленный методом РАПД ПЦР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 4. С. 78 – 79.

Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров 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, вып. 8. С. 954 – 964.

Ларина Н.И., Голикова В.Л., Денисов В.П., Девишев Р.А. Видовой состав и распространение млекопитающих Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1968. С. 105 – 132.

Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука, 1983. 206 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 6. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 559 с.

Опарин М.Л., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Шаповалов А.С. К распространению темной мышовки *Sicista severtzovi* Ognev, 1935 (Mammalia) на Русской равнине // Роль бистанций в сохранении биоразнообразия России: Материалы конф. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 121 – 123.

Орлов В.Н., Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaeetus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 1. С. 88 – 102.

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, Zapodidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 2. С. 1684 – 1692.

Соколов В.Е., Ковальская Ю.М. Система рода *Sicista* и хромосомные формы тяньшанской мышовки, *S. tianshanica* Salensky, 1903 // Тез. докл. Всесоюз. Териол. о-ва. М., 1990. Т. 1. С. 99 – 100.

Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 10. С. 95 – 106.

Шляхтин Г.В., Белянин А.Н., Беляченко А.В., Завьялов Е.В., Святковский Д.В., Семихатова С.Н., Сонин К.А. Редкие виды млекопитающих Саратовской области // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М., 1997. С. 101.

Baskevich M.I. About morphologically similar species in the genus *Sicista* // Bonner Zool. Beitr. 1996. Bd. 46, № 1 – 2. S. 133 – 140.

Howell W.M., Black D.A. Controlled silver staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1 step method // Experientia. 1980. Vol. 36. P. 1014 – 1015.

Kral B., Beljanin A.N., Zima J., Malygin V.M., Gajcenko V.A., Orlov V.N. Distribution of *Microtus arvalis* and *Microtus epiroticus* // Acta Sci. Nat. (Brno). 1980. Vol. 24, № 9. P. 1 – 31.

Seabright M. A rapid banding technique for human chromosomes // Lancet. 1971. Vol. 11. P. 971 – 972.

Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Experimental Cell Research. 1972. Vol. 75. P. 304 – 306.